

MORPHOLOGISCH—BIOSTATISTISCHE UNTERSUCHUNGEN
AN EUCRICETODON (RODENTIA, MAMMALIA)
DER OLIGOZÄNEN SÄUGETIERLAGERSTÄTTEN
MÖHREN 13 UND GAIMERSHEIM

ANNE LAGALLY

—

1978

—



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549006_0006

MORPHOLOGISCH—BIOSTATISTISCHE UNTERSUCHUNGEN
AN EUCRICETODON (RODENTIA, MAMMALIA)
DER OLIGOZÄNEN SÄUGETIERLAGERSTÄTTEN
MÖHREN 13 UND GAIMERSHEIM

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
des
Fachbereiches Geowissenschaften
der
LUDWIG - MAXIMILIANS - UNIVERSITÄT
MÜNCHEN

vorgelegt von
ANNE LAGALLY
München 1978



1. Berichterstatter: Prof. Dr. V. Fahlbusch

2. Berichterstatter: Prof. Dr. D. Herm

Tag der mündlichen Prüfung: 24. 5. 1978

Vorwort

Die vorliegende Arbeit entstand auf Initiative meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof.Dr.V.FAHLBUSCH, der mir die Bearbeitung des schon fertig präparierten Materials ermöglichte. Er vermittelte mir in Gesprächen eine Fülle von Anregungen, ließ mir jede nur mögliche Unterstützung zuteil werden und verfolgte mit regem Interesse den Fortgang der Arbeit. Ihm gilt mein herzlichster Dank.

Herr Prof.Dr.R.DEHM und in seiner Nachfolge Herr Prof.Dr.D. HERM ermöglichten mir durch die großzügige Bereitstellung eines Arbeitsplatzes sowie die Erlaubnis zur Benützung der Instituts Einrichtungen die Fertigstellung der Arbeit am Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München. Diesbezüglich sei auch Herrn Prof.Dr.H. ERBEN und Herrn Prof.Dr.H.REMY vom Geologisch-Paläontologischen Institut der Rheinischen Friedrich-Wilhelm-Universität zu Bonn besonders gedankt.

Durch zahlreiche Anregungen und kritische Diskussionen halfen mir besonders die Herren Dozenten Dr.K.HEISSIG und Dr. N.SCHMIDT-KITTLER, sowie die Herren Dipl.Geol.H.MAYR und Dipl.Biol.W.van SCHAIK und Fräul.S.ABUSCH vom Universitätsinstitut München und Fräul.Dr.M.RAFEK vom Universitätsinstitut Bonn. Für die vielen Ratschläge sei auch meinem Mann herzlich gedankt.

All den Mitarbeitern des Institutes für Paläontologie und historische Geologie der Universität München, die zum Gelingen der Arbeit, insbesondere zur Bereitstellung des Materials beigetragen haben, möchte ich an dieser Stelle ebenfalls danken.

Die Arbeit wurde vom November 1975 bis zum Oktober 1976 durch ein Stipendium nach dem Graduiertenförderungsgesetz unterstützt.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Zusammenfassung	1
1. Einleitung	4
1.1. Geographisch-geologischer Überblick	4
1.3. Terminologie der Cricetidenmolaren	11
1.4. SCHAUß's Theorien zur Merkmalsentwicklung bei Cricetidenmolaren	12
1.5. Problemstellung	18
1.6. Arbeitsmethoden	20
1.6.1. Allgemeines	20
1.6.2. Zur Homogenität des Materials	22
1.6.3. Metrisch-analytische Methoden	24
1.6.4. Morphologisch-analytische Methoden	27
2. Metrische Analysen	30
2.1. Metrische Analyse der Oberkiefermolaren	30
2.1.1. Einzelzähne	32
2.1.2. Zahnreihen	44
2.2. Metrische Analyse der Unterkiefermolaren	49
2.2.1. Einzelzähne	49
2.2.2. Zahnreihen	62
3. Morphologische Analysen	67
3.1. Morphologische Analyse der Oberkiefermolaren	68
3.1.1. Morphologische Einzelelemente	68
3.1.1.1. Die Strukturelemente des Prälobus und ihre Beziehungen zu Paraconus und Protoconus	68
3.1.1.2. Die Verbindungen und Konstellationen von Paraconus und Protoconus	73
3.1.1.3. Die Strukturelemente der mittleren Quertäler	79
3.1.1.4. Die Verbindungen und Konstellationen von Metaconus und Hypoconus	90
3.1.2. Koppelungen von vier Merkmalen bei den Oberkiefermolaren	97
3.1.2.1. Erste obere Molaren	97

	Seite
3.1.2.2.	Zweite obere Molaren 104
3.1.2.3.	Dritte obere Molaren 110
3.2.	Morphologische Analyse der Unterkiefermolaren 114
3.2.1.	Morphologische Einzelelemente 114
3.2.1.1.	Die Strukturelemente des Prälobus und ihre Verbindungen zu Metaconid und Protoconid 115
3.2.1.1.	Die Verbindungen und Konstellationen von Metaconid und Protoconid 120
3.2.1.3.	Die Strukturelemente der mittleren Quertäler 129
3.2.1.4.	Die Verbindungen und Konstellationen von Entoconid und Hypoconid 135
3.2.2.	Koppelungen von vier Merkmalen bei den Unterkiefermolaren 143
3.2.2.1.	Erste untere Molaren 144
3.2.2.2.	Zweite untere Molaren 149
3.2.2.3.	Dritte untere Molaren 155
4.	Ergebnisse 161
4.1.	Zur metrischen und morphologischen Analyse 161
4.1.1.	Diskussion der Methoden 161
4.1.1.1.	Metrisch-analytische Methoden 162
4.1.1.2.	Morphologisch-analytische Methoden 163
4.1.2.	Zur Analyse der Populationen 165
4.1.2.1.	Eucricetodon atavus 166
4.1.2.2.	Eucricetodon praecursor 171
4.1.2.3.	Eucricetodon incertus 175
4.1.3.	Zur Variabilität homogener Populationen 175
4.2.	Zur SCHAUB'schen Theorie von der Abfolge von Merkmalsanordnungen in Zahnreihen 178
5.	Literaturverzeichnis 181
	Tafelanhang

Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen

	Seite
Abb. 1: Geographische Lage der Spaltenfüllungen Möhren 13 und Gaimersheim	4
Abb. 2: Die Entwicklung und stratigraphische Verbreitung des Genus <i>Eucricetodon</i> THALER 1966. Nach BAHLO (1975)	10
Abb. 3: Terminologie der Cricetidenmolaren. Im wesentlichen nach SCHAUB (1925)	11
Abb. 4: Figurativer Überblick über die Merkmalsänderungen der Oberkiefermolaren von Cricetiden. Nach den Thesen von SCHAUB (1925).	14
Abb. 5: Figurativer Überblick über die Merkmalsänderungen der Unterkiefermolaren von Cricetiden. Nach den Thesen von SCHAUB (1925).	16
Abb. 6: Die metrische und stratigraphische Verteilung erster Oberkiefermolaren der oligozänen <i>Eucricetodon</i> -Arten Europas. Nach VIANEY-LIAUD (1972) und BAHLO (1975).	30
Abb. 7: Arithmetische Mittelwerte der Oberkiefermolaren von <i>Eu.atavus</i> aus Möhren 13 und <i>Eu.praecursor</i> aus Gaimersheim.	31
Abb. 8, 9, 10: Isoliniendiagramme der Oberkiefermolaren von <i>Eu.praecursor</i> (Gaimersheim) und <i>Eu.atavus</i> (Möhren 13). Mit konstruierten und errechneten Regressionsgeraden.	33 34 35
Abb. 11, 12, 13: Häufigkeitsverteilungen der Längen- und Breitenwerte der Oberkiefermolaren von <i>Eu.praecursor</i> (Gaimersheim) und <i>Eu.atavus</i> (Möhren 13).	36 37 38
Abb. 14: Standardabweichungen der Längen- und Breitenwerte bei den Oberkiefermolaren von <i>Eu.atavus</i> (Möhren 13) und <i>Eu.praecursor</i> (Gaimersheim).	39
Abb. 15: Variabilitätskoeffizienten der Oberkiefermolaren von <i>Eu.atavus</i> (Möhren 13) und <i>Eu.praecursor</i> (Gaimersheim).	40
Abb. 16: Die Abhängigkeit des Korrelationskoeffizienten r von der Kovarianz und dem Produkt der Standardabweichungen von Länge und Breite.	41
Abb. 17: Korrelationskoeffizienten der Oberkiefermolaren von <i>Eu.atavus</i> (Möhren 13) und <i>Eu.praecursor</i> (Gaimersheim).	43
Abb. 18, 19: Regressionsgeraden der Oberkiefermolaren von <i>Eu.atavus</i> (Möhren 13) und <i>Eu.praecursor</i> (Gaimersheim).	45

Abb.20, 21, 22, 23: Vergleich der Zahn- längen und -breiten der Oberkieferzahnreihen von Eu. atavus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gai- mersheim).	46 47
Abb.24: Die Korrelation der Längen- bzw. Breitenwer- te innerhalb der Oberkieferzahnreihen von Eu. atavus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gai- mersheim).	48
Abb.25: Arithmetische Mittelwerte der Unterkiefer- molaren von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu. praecursor (Gaimersheim).	49
Abb.26, 27, 28: Isoliniendiagramme der Unterkiefermo- laren von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu.prae- cursor (Gaimersheim).	50 51 52 53
Abb.29, 30, 31: Häufigkeitsverteilungen der Längen- und Breitenwerte von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gaimersheim).	55
Abb.32: Standardabweichungen der Längen- und Brei- tenwerte der Unterkiefermolaren von Eu.ata- vus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gaimers- heim).	56
Abb.33: Variabilitätskoeffizienten der Unterkiefer- molaren von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu.prae- cursor (Gaimersheim).	57
Abb.34: Korrelationskoeffizienten der Unterkiefermo- laren von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu.prae- cursor (Gaimersheim).	58
Abb.35, 36: Regressionsgeraden der Unterkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gaimersheim).	60
Abb.37: Durchschnittlicher Verlauf der Regressions- geraden von Ober- und Unterkiefermolaren des Eu.atavus (Möhren 13) und des Eu.praecursor (Gaimersheim).	61
Abb.38, 39, 40, 41: Vergleich der Zahn- längen und -breiten der Unterkieferzahnreihen von Eu.ata- vus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gaimers- heim).	62 63 64
Abb.42: Die Korrelation der Längen- bzw. Breitenwer- te innerhalb der Unterkieferzahnreihen von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gai- mersheim).	65 66
Abb.43: Strukturelemente des Prälobus und ihre Be- ziehungen zu Paraconus und Protoconus bei den Oberkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gaimersheim). Vergleich	

	der Häufigkeits verteilungen.	70
Abb.44:	Verbindungen und Konstellationen von Paraconus und Protoconus bei den Oberkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13), Eu.praecursor und Eu.incertus (Gaimersheim).	75
Abb.45:	Strukturelemente der mittleren Quertäler der Oberkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13), Eu.praecursor und Eu.incertus (Gaim.)	83 84
Abb.46:	Morphologische Variabilität der Oberkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gaimersheim). Dargestellt anhand der Anzahl der Merkmalstypen jeder Merkmalsklasse	84
Abb.47:	Verbindungen und Konstellationen von Metaconus und Hypoconus der Oberkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13), Eu.praecursor und Eu.incertus (Gaimersheim).	93
Abb.48,	49, 50, 51, 52: Gruppen strukturell identischer Oberkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gaimersheim).	98 103 106 108 112
Abb.53:	Morphologische Variabilität der Unterkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren13) und Eu.praecursor (Gaimersheim). Dargestellt anhand der Anzahl der Merkmalstypen jeder Merkmalsklasse.	114
Abb.54:	Strukturelemente des Prälobus und ihre Verbindungen zu Meta- und Protoconid bei den Unterkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13), Eu.praecursor und Eu.incertus (Gaimersheim).	117
Abb.55:	Verbindungen und Konstellationen von Metaconid und Protoconid bei den Unterkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13), Eu.praecursor und Eu.incertus (Gaimersheim).	123
Abb.56:	Strukturelemente der mittleren Quertäler der Unterkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13), Eu.praecursor und Eu.incertus (Gaimersheim).	132
Abb.57:	Verbindungen und Konstellationen von Ento- und Hypoconid der Unterkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13), Eu.praecursor und Eu.incertus (Gaimersheim).	138
Abb.58,	59, 60, 61, 62, 63: Gruppen strukturell identischer Unterkiefermolaren von Eu.atavus (Möhren 13) und Eu.praecursor (Gaimersheim)	145 147 150 153 156 158
Abb.64:	Vergleichsmaße der verschiedenen Eu.atavus-Populationen. Nach VIANEY-LIAUD (1972) und BAHLO (1975).	166

- Abb.65: Progressive Merkmale (nach SCHAUB 1925) und ihre Häufigkeitsverteilungen innerhalb der Oberkieferzahnreihen von *Eu.atavus* (Möhren 13) und *Eu.praecursor* (Gaimersheim) 179
- Abb.66: Progressive Merkmale (nach SCHAUB 1925) und ihre Häufigkeitsverteilungen innerhalb der Unterkieferzahnreihen von *Eu.atavus* (Möhren 13) und *Eu.praecursor* (Gaimersheim). 179

Anhang

- Tab. 1 - 6 : Variationsstatistische Daten der Ober- und Unterkiefermolaren von *Eu.atavus* (Möhren 13) und *Eu.praecursor* (Gaimersheim)
- Tab. 7: Varianzanalyse der ersten Oberkiefermolaren von *Eu.praecursor* aus Gaimersheim zur Überprüfung der Homogenität des Fundgutes. Es wurden die Längenwerte der häufiger auftretenden Merkmalstypen miteinander verglichen.
- Tab. 8: Daten zur Bestimmung der Korrelation innerhalb der Ober- und Unterkieferzahnreihen von *Eu.atavus* (Möhren 13) und *Eu.praecursor* (Gaimersheim).
- Tafel 1 - 6 : Morphologische Variabilität der Ober- und Unterkiefermolaren von *Eu.atavus* (Möhren 13), *Eu.praecursor* und *Eu.incertus* (Gaimersheim) und ihre Häufigkeitsverteilungen.

Zusammenfassung

Von den oligozänen Spaltenfüllungen Möhren 13 und Gaimersheim wurden Gebißreste der Gattung *Eucricetodon* bearbeitet. Das Material besteht aus etwa 1300 Einzelzähnen und insgesamt 94 zahntragenden Ober- und Unterkiefern, die für Möhren 13 als *Eucricetodon atavus*, für Gaimersheim als *Eucricetodon praecursor* und *Eucricetodon incertus* bestimmt werden konnten.

Das Hauptgewicht der Untersuchungen wurde auf die detaillierten metrischen und morphologischen Analysen gelegt, sowie auf die Überprüfung der These SCHAUB's (1925), nach der sich die phylogenetischen Entwicklungstendenzen des Cricetidegebisses innerhalb der Zahnreihen wiedererkennen lassen.

In der metrischen Analyse wurden die beiden Materialien nicht nur mit Hilfe der bisher üblichen variationsstatistischen Methoden beschrieben, sondern es wurde auch versucht, Aussagen zu treffen über die Intensität eines korrelativen Zusammenhangs zwischen Längen- und Breitenwerten der einzelnen Zahntypen, bzw. zwischen den Längen- oder Breitenwerten innerhalb der Zahnreihen. Die gefundenen Ergebnisse wurden mit Hilfe der Wahrscheinlichkeitsrechnung auf ihre Signifikanz hin untersucht. Es zeigten sich im Variabilitätsverhalten deutliche Unterschiede zwischen *Eu.atavus* und *Eu.praecursor*. Während *Eu.atavus* hinsichtlich seiner metrischen Einzelmerkmale (Länge, Breite) wesentlich geringer (Variabilitätskoeffizienten von 4 bis 6) variiert als *Eu.praecursor* (Variabilitätskoeffizienten von 6 bis 9), verhält es sich bei der Betrachtung der Korrelation der Werte gerade umgekehrt: *Eu.praecursor* zeigt meist eine deutliche Signifikanz der Korrelation, *Eu.atavus* nahezu keine. Weitere Unterschiede ergaben sich durch das Studium der Regression. Die gemittelten Regressionsgeraden

der Ober- und Unterkiefermolaren laufen bei jeder Art einander parallel, die Regression der beiden Populationen ist jedoch unterschiedlich. Bei *Eu.praecursor* verlaufen die Geraden etwa einer Isolinie parallel, während sie bei *Eu.atavus* die Breitenachse schneiden.

Die strukturelle Variabilität wurde durch eine morphologische Analyse detailliert dargestellt. Hierzu erfolgte eine hypothetische Gliederung der Molaren in vier hintereinanderfolgende Merkmalsklassen, die in verschiedene Merkmals-typen untergliedert wurden, wobei es bei den meisten Merkmalsklassen möglich war, die Typen in eine logische Abfolge zu bringen. Es konnte hierbei stets eine Reihe gebildet werden, die der phylogenetischen Abfolge von Merkmalsausbildungen nach SCHAUB (1925) entsprach. Es wurden die Häufigkeitsverteilungen der Klassen erstellt, wobei sich auch hier bei *Eu.praecursor* eine größere Variabilität als bei *Eu.atavus* erkennen ließ. Die Variabilität nimmt bei *Eu.atavus* in beiden Kiefern i.a. von den ersten zu den letzten Molaren ab, während sie sich bei *Eu.praecursor* im Oberkiefer durchschnittlich vergrößert, im Unterkiefer verkleinert. Der Vergleich der Häufigkeitsverteilungen einer Merkmalsklasse innerhalb der Zahnreihen ergab, daß - unter Annahme der Richtigkeit der SCHAUB'schen These von den Merkmalsentwicklungen (1925) - im Unterkiefer die letzten, im Oberkiefer die ersten Molaren die meisten progressiven Merkmale zeigen und daß die Häufigkeit der progressiven Merkmale regelmäßig im Unterkiefer nach vorne, im Oberkiefer nach hinten abnimmt.

Da sich jeder Zahn durch vier Merkmalstypen unverwechselbar kennzeichnen ließ, konnten sich bei jedem Zahntyp jeder Art Gruppen feststellen lassen, die in allen vier Zahnbereichen identisch sind. Der Vergleich dieser Gruppen zeigte, daß bei jedem Zahntyp eine bestimmte Merkmalsviererverbindung vorherrscht und daß gleichzeitig meist zwei

Merkmale miteinander besonders häufig und somit signifikant ausgebildet sind. Diese morphologisch-analytische Methode erlaubt daher neben der genauen Beschreibung auch eine besonders objektive Feststellung der typischen Merkmale einer Art.

Die wenigen Vertreter des *Eu. incertus* konnten nicht detailliert untersucht werden, sie wurden jedoch genau beschrieben.

1. Einleitung

1.1. Geographisch-geologischer Überblick

Die bearbeiteten Eucricetodon-Materialien "Möhren 13" und "Gaimersheim" stammen aus Spaltenfüllungen der Fränkischen Alb zwischen Treuchtlingen und Ingolstadt (Abb.1).

Die Fundstelle Möhren 13 liegt etwa 600 m westnordwestlich der Kirche von Möhren (Blatt 7031, Treuchtlingen, R: 44 17 040; H: 54 22 980) am westlichen Rand der Einfahrt zum "neuen Munninger-Bruch".



Abb.1: Geographische Lage der Spaltenfüllungen Möhren 13 und Gaimersheim

Ihre Entdeckung geht auf Herrn Doz.Dr.K.HEISSIG zurück, der 1972 bei einer Begehung des Bruchreviers auf die dichtgepackten Fossilreste aufmerksam wurde. Die Spaltenfüllung, größtenteils "ein grüner, stellenweise braunfleckiger oder braunverwitterter Ton mit sehr geringem Anteil an Feinkies

und Sand" (HEISSIG 1973), befindet sich in einem System von Karstspalten und -taschen des Weiskjura-6-Kalkes.

Das gesamte Fundgut besteht aus über 470 kompletten Einzelzähnen, etwa 60 Bruchstücken und insgesamt 35 Ober- und Unterkiefern. Das Material wird unter der Inventarnummer 1972 XI im Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München aufbewahrt.

Nach HEISSIG (1973) repräsentiert die sehr artenreiche Fauna von Möhren 13 (bisher 52 unterschiedene Vertebratenarten) durch das Vorkommen von Castoriden, Eomyiden, Cricetiden und Rhinocerotiden und das Fehlen von Palaeotherium ein Niveau, jünger als das Unteroligozän, aber älter als das höhere Mitteloligozän, da in Möhren 13 auch Suevosciurus fraasi und Pseudosciurus suevicus auftreten. Demzufolge ist Möhren 13 etwa dem mittleren Mitteloligozän ("Zone von La Sauvetat"/Niveau Montalban) zuzurechnen, was auch durch die Einstufung der hangenden Süßwasserkalke ins höhere Mitteloligozän ("Zone von Antoingt") durch MÜLLER (1972) belegt wird.

Eine andere zeitliche Einstufung erfährt Möhren 13 auf dem "International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary" (1975). Hiernach ist es dem Niveau Villebramar zuzurechnen, das älter als Montalban ist. Noch älter soll Möhren 13 nach SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD (1975) sein. Sie bezeichnen die Lokalität als altersgleich mit Hoogbutsel (Belgien), das dem Niveau nach der "Grande Coupure" den Namen gab und demzufolge in das obere Unteroligozän eingestuft werden muß.

Die Fundstelle Gaimersheim befindet sich 1,5 km nordnord-östlich des Ortes im Gemeindesteinbruch an der Straße nach Rackertshofen (Blatt 7134, Gaimersheim, R: 44 54 600, H: 54 09 300). Die ersten Belege des knochenführenden Gesteins, die 1936 an das Münchener Institut kamen, veranlaßten Prof.

Dr. R. DEHM wiederholt größere Grabungen durchzuführen. Diese wie auch anschließend die Grabungen von Dr. H. FREUDENBERG ergaben große Mengen von Wirbeltierresten, die jedoch zum überwiegenden Teil im Krieg vernichtet wurden. In den Jahren 1949-1953 wurden weitere Grabungen durchgeführt, die ihrerseits wieder reiche Wirbeltierfunde ergaben.

Das Material stammt aus einer Spalte, gefüllt mit gelbbrauner Dolomitasche. FREUDENBERG (1941) beschreibt die Spaltenfüllung als "besonders am Rande ... durch Karbonatinfiltration stark verfestigt. ... Innerhalb dieser etwa 1,5 m breiten und 3 m mächtigen mächtigen Dolomitasche" habe sich "ein roter, harter, lehmiger Kalk mit Bohnerzeinschlüssen" befunden, "welcher von der Dolomitasche scharf absetzte." Diese Grenze sei "oft mitten über Schädel und Knochen" gegangen, "welche halb im roten, halb im gelbbraunen Material steckten. ... Die ganze Spaltenfüllung" sei "stark zerrüttet und zerklüftet gewesen".

Das gesamte Fundgut aus der Gaimersheimer Spaltenfüllung umfaßt etwa 620 komplette Einzelzähne, über 130 Bruchstücke und insgesamt 59 Ober- und Unterkiefer, die unter der Nummer 1952 II inventarisiert sind. Die Reste des Materials aus den Grabungen der Jahre 1937-1939 tragen die Sammelnummer 1939 XI.

DEHM (1937) stufte die Gaimersheimer Wirbeltierfauna in die "ältere Phase des Oberoligozäns (Chattiums)" ein, was FREUDENBERG (1941) dahingehend präzisiert, daß die "Beziehungen zum Mitteloligozän" noch größer sind "als die zum Aquitan, sodaß es sich in Gaimersheim um ein frühes Chattium handelt." Eine noch genauere Einstufung nimmt HRUBESCH (1957) vor. Er belegt durch einen Vergleich der Melissiodon-Arten von Gaimersheim und Burgmagerbein für die Gaimersheimer Fauna ein Alter des früheren Unter-Chattiums, was dem heutigen Niveau "Antoingt" entsprechen würde. Dieser zeitlichen Ein-

stufung steht die von CROCHET, HARTENBERGER, SIGE, SUDRE & VIANEY-LIAUD (1975) und SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD (1975) gegenüber, derzufolge Gaimersheim dem Niveau von Boningen zuzurechnen ist.

1.2. Historischer Überblick über die Erforschung oligozäner Cricetiden Europas

Seit LARTET (1851) erstmals in Europa hamsterartige Nagetiere aus der miozänen Fundstelle Sansan/Frankreich beschrieb, wurde bis heute eine Vielzahl von Formen bekanntgemacht.

Nachdem durch AYMARD (1850), POMEL (1853) und GERVAIS (1859) die hamsterartigen Nagetiere auch im Oligozän nachgewiesen worden waren, versuchte SCHLOSSER (1884) die stammesgeschichtlichen Beziehungen dieser Gruppe zu klären. Diese Arbeit wies erstmals genaue Beschreibungen und Abbildungen auf.

In einer kleineren Arbeit untersuchte SCHAUB (1922) die verwandtschaftlichen Beziehungen zu rezenten Cricetinen, während seine Arbeit aus dem Jahre 1925 die bis dahin umfangreichste auf diesem Gebiet darstellte. Hierin schlug er die Abgliederung der Genera Paracricetodon und Heterocricetodon vom Genus Cricetodon vor. Zudem wurden bei gleichzeitiger Revision aller bisher bekannten Cricetidenformen neue Arten (*collatus*, *praecursor*, *haslachense*, *hochheimense*, *huberi* und *dubium*) beschrieben und ein exotisch aussehender Vertreter in seiner Zugehörigkeit zum Genus Cricetodon stark angezweifelt (*Cric. ?schlosseri*). Die Hypothesen von den Entwicklungstendenzen des Cricetidengebisses findet teilweise noch heute Anwendung (s. Kap. 1.4.).

Zwei weitere neue Arten wurden durch LAVOCAT (1951) und MISONNE (1957) beschrieben: *cournonensis* und *atavus*.

Bis dahin wurden alle Arten, seien sie oligozäner oder miozäner Herkunft, dem Genus *Cricetodon* zugerechnet. Erst FAHLBUSCH (1964) gliederte bei den miozänen Arten zwei neue Genera - *Megacricetodon* und *Democricetodon* - vom alten Sammelgenus ab und wies das bis dahin nur in Amerika existente Genus *Cotimus* BLACK (1961) auch in Europa nach. In derselben Arbeit forderte FAHLBUSCH eine Abgliederung der oligozänen von den miozänen Arten, um auch nomenklatorisch den beträchtlichen Unterschieden zwischen beiden Gruppen Rechnung zu tragen.

Auf diesen Vorschlag wurde 1966 von THALER eingegangen, der zunächst vorläufig ein Subgenus *Eucricetodon* vorschlug, das er 1969 zum Genus *Eucricetodon* erhob und das die Gesamtheit aller oligozänen und einige miozäne Arten beinhalten sollte. Er unterschied provisorisch die folgenden beiden Gruppen:

Gruppe *atavus*: mit *atavus*, *murinus*, *dubius*, *incertus*, *huberi*, *gergovianus*, *hochheimensis* und *haslachensis*

Gruppe *gerandianus*: mit *praecursor*, *collatus*, *gerandianus* und *infralactorensis*.

Als Typusspezies dieser neuen Gattung benannte er *Eucricetodon collatus* SCHAUB (1925), dessen Typuslokalität Küttigen in der Schweiz ist.

Während sich HUGUENEY (1969)⁺ und im gleichen Jahr auch VIANEY-LIAUD⁺⁺ zu der Meinung THALER's (1969) bekannten, ließen MEIN & FREUDENTHAL (1971) neben der Typusspezies *collatus* nur noch den von HUGUENEY (1969) als Subspezies von *collatus* bezeichneten, von MEIN & FREUDENTHAL aber zur Art erhobenen *Eu.longidens* als oligozänen Vertreter der Gattung *Eucricetodon* gelten. Alle anderen Arten führten sie unter

⁺bei der Benennung der neuen Art *Eucricetodon? thaleri* und der neuen *Eu.collatus*-Unterart *longidens*

⁺⁺bei der Beschreibung des *Eu.aff.huberi*

der Bezeichnung *incertae sedis* auf. In ihrer Klassifizierung der Cricetiden des europäischen Tertiärs ordneten sie der Familie Cricetidae ROCHEBRUNE (1883) insgesamt 7 Unterfamilien zu, von denen jedoch nur die folgenden drei im Oligozän bzw. im Oligozän und Miozän vorkommen:

1. Unterfamilie: Paracricetodontinae MEIN & FREUDENTHAL 1971
Gattung: Paracricetodon SCHAUB 1925
2. Unterfamilie: Eucricetodontinae MEIN & FREUDENTHAL 1971
Gattung: Eucricetodon THALER 1966
Gattung: Pseudocricetodon THALER 1969
Gattung: ? Heterocricetodon SCHAUB 1925
3. Unterfamilie: Melissiodontinae STEHLIN & SCHAUB 1951
Gattung: Melissiodon SCHAUB 1920

Der Ansicht von MEIN & FREUDENTHAL (1971), nur die Arten *collatus* und *longidens* könnten im Oligozän der Gattung Eucricetodon zugerechnet werden, widersprach VIANEY-LIAUD in ihren Arbeiten. So postulierte sie 1971 innerhalb des Genus Eucricetodon zwei Entwicklungsreihen, deren wichtigstes Merkmal eine kontinuierliche Größenzunahme des Gebisses zu den jüngeren Formen hin war. In ihrer Arbeit über die oligozänen Cricetiden Westeuropas (1972) revidierte sie alle bisher bekannten Arten, von denen ihrer Meinung nach nur mehr vier beibehalten werden können, und fügte diesen zwei neue Arten hinzu. Dem Genus Eucricetodon sind also VIANEY-LIAUD (1972) zufolge folgende Arten zuzurechnen:

collatus SCHAUB 1925
praecursor SCHAUB 1925
huberi SCHAUB 1925
atavus MISONNE 1957
quercyi VIANEY-LIAUD 1972
huerzeleri VIANEY-LIAUD 1972

1974 veröffentlichte VIANEY-LIAUD eine Studie über die

Schädelanatomie der Gattungen Eu- und Pseudocricetodon. 1975 versuchte sie mit SCHMIDT-KITTLER die oligozänen Nagetfaunen Süddeutschlands mit denen Frankreichs zu korrelieren.

BAHLO (1975) konnte den nach der Arbeit von VIANEY-LIAUD (1972) nur mehr sechs Eucricetodon-Arten noch eine weitere - moguntiacus - hinzufügen. Diese ordnete er mit bereits bekannten Spezies (huberi und huerzeleri) einer neuen phylogenetischen Reihe zu. Zudem setzte er sich kritisch mit den von VIANEY-LIAUD (1971) postulierten zwei Entwicklungsreihen innerhalb der Gattung Eucricetodon auseinander, wobei er insbesondere auch die morphologischen Trends der Gebißentwicklung nach SCHAUB (1925) berücksichtigte (Abb.2).

Miozän	Estrepouy	intralactorensis		haslachensis	
	Laugnac	aquitanicus		?	
	Paulhiac	collatus		?	
Oligozän	Coderet	collatus praecursor		?	hocheimensis ?
	Boningen	quercyi	?	incertus	?
	Antoingt	?	?atavus	incertus	huerzeleri huberi
	Heimersheim		atavus	?	moguntiacus
	Les Chapelins		atavus	?	?
	Montalban		atavus	"aff.huerzeleri"	
	Hoogbutsel		atavus ?	?	

Abb.2: Die Entwicklung und stratigraphische Verbreitung des Genus Eucricetodon THALER 1966. Nach BAHLO (1975).

1.3. Terminologie der Cricetidenmolaren

Der vierhöckerige Bauplan der Cricetidenmolaren wurde von SCHLOSSER (1884) und insbesondere von SCHAUB (1925) und

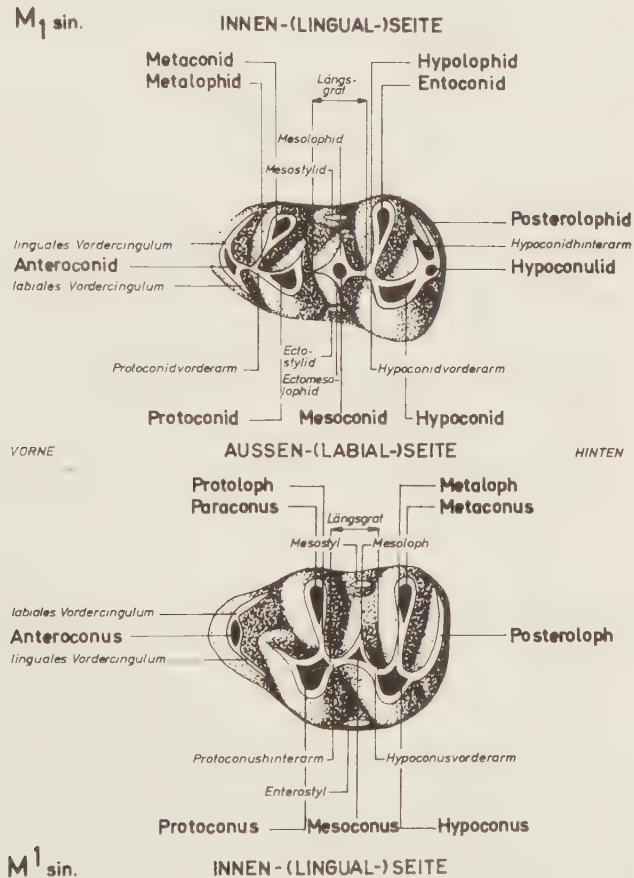


Abb.3: Terminologie der Cricetidenmolaren. Im wesentlichen nach SCHAUB (1925).

BAHLO (1975) so eingehend behandelt, daß an dieser Stelle auf eine weitere detaillierte Beschreibung verzichtet werden kann. Stattdessen sei hier nur ein figurativer Überblick gegeben (Abb.3).

1.4. SCHAUB's Theorien zur Merkmalsentwicklung bei Cricetidenmolaren

Wie bereits in Kap.1.2. erwähnt, ist es ein großes Verdienst SCHAUB's (1925), die Entwicklungsrichtung der Cricetiden grundsätzlich geklärt zu haben. Er revidierte hierzu alle bis dahin unter dem Gattungsnamen Cricetodon LARTET 1851 zusammengefaßten hamsterartigen Myomorpha und prüfte deren Relationen zu den lebenden Cricetinae. Das Ergebnis dieser Arbeit war nicht nur eine Reihe neuer Arten, sondern auch eine umfassende Übersicht über die Wandlungen der Zahnstruktur vom Oligozän bis zur Gegenwart. Gemäß dem damaligen Stand der Forschung wandte er jedoch das Genus Cricetodon in gleicher Weise für die alt- und jungtertiären Formen an und legte seinen Untersuchungen eine geradlinige Entwicklungsreihe zugrunde. Da seit FAHLBUSCH (1964) eine systematische Abtrennung der oligozänen und untermiozänen Formen erfolgt, können die Evolutionstrends des Cricetidengebisses nach SCHAUB zumindest ab dem Mittelmiozän nicht als gesichert betrachtet werden.

Die Ausgangsform der Entwicklung (Abb.4) bildet bei SCHAUB (1925:104) ein primitiver Cricetidenmolar, der besonders bei den M^3 noch deutliche Reminiszenzen an den trigonodonten Grundplan erkennen läßt (hier zeigen manche ältere Formen noch deutlich die Abgliederung des Pseudypoconus - des späteren Hypoconus - vom Protoconus). Diese hypothetische Ausgangsform erfährt nach SCHAUB im Ober- wie im Unterkiefergebisse gesetzmäßige Umwandlungen, die die alten Elemente zum größten Teil beseitigen und durch neue ersetzen, so-

daß die ältesten europäischen Cricetodontiden eine mit ihrem Alter scheinbar in Widerspruch stehende komplizierte Molarstruktur besitzen.

"Diese Wandlungen, soweit sie nicht Neubildungen am vorderen Ende der ersten Molaren sind, vollziehen sich nicht gleichzeitig an allen Zähnen einer Reihe, sondern schreiten von Zahn zu Zahn fort, in der Maxillarreihe von vorn nach hinten, in der Mandibularreihe von hinten nach vorn. In Bezug auf die Jochumwandlungen und die damit in Beziehung stehenden Strukturveränderungen ist infolgedessen M_1 inf. der primitivste, M_1 sup. dagegen der progressivste Zahn der entsprechenden Zahnreihe" (SCHAUB 1925:105).

Zusammenfassend ergeben sich folgende zwei Kernthesen SCHAUB's (1925):

- (1) Das Cricetidengebiß erfährt vom Oligozän bis zur Gegenwart gesetzmäßige Umwandlungen (diese These ist seit FAHLBUSCH 1964 nur mehr für die älteren Formen haltbar).
- (2) Der phylogenetische Ablauf spiegelt sich innerhalb der Zahnreihen wieder.

Es soll an dieser Stelle lediglich auf die Merkmalsumwandlungen der oligozänen Formen eingegangen werden.

Im Ober- wie im Unterkiefergebiß stellen die Verschiebungen der Querjochkanten die bedeutsamsten Wandlungen der Cricetidenmolaren dar:

Bei den Oberkiefermolaren (Abb.4) dürften die Vorderhügel der hypothetischen Ausgangsform durch einen Protoloph verbunden gewesen sein, der den Paraconus mit der Vorderspitze des Protoconushalbmondes verband. Diese "alte Vorjochkante" (vordere Trigonumkante) findet sich nur noch andeutungsweise bei Paracricetodon in Form eines bereits vom Paraconus gelösten Protoconusvorderarms (SCHAUB 1925:100). An ihre Stelle tritt - zuerst am M^1 -

ein "neues", weiter caudalwärts am Protoconus inserierendes Vorjoch, das sich im Laufe der Zeit immer mehr nach hinten richtet. Entsprechend verhält sich nach SCHAUB auch die Nachjochkante. Bei älteren Formen erfolgt die Verbindung der Hinterhügel durch einen in der Hypoconusvorder spitze mündenden Metaloph, der sich zuerst bei den M^1 immer weiter nach hinten richtet. Der Rest des "alten" Metalophs, der Hypoconusvorderarm, verwandelt sich immer mehr in einen Quersporen des Längsgrates, kann hierbei stark variieren oder ganz verschwinden. Charakteristisch für die Umwandlung des Cricetidenbauplans ist auch die allmähliche Ausbildung eines hohen Längsgrates, "der die ursprüngliche, weiter lingualwärts liegende Verbindung vom Protoconus zum Pseudypoconus ersetzt" (SCHAUB 1925:100). Diese "alte" Längsverbindung läßt sich entsprechend der SCHAUB'schen Behauptung, daß bei den Maxillarmolaren der M^3 der konservative sei, bei den dritten Molaren am längsten beobachten.

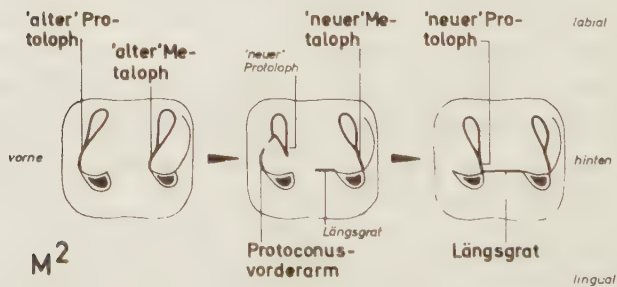


Abb.4: Figurativer Überblick über die Merkmalsänderungen der Oberkiefermolaren von Cricetiden. Nach den Thesen von SCHAUB (1925).

"Das Resultat der eben geschilderten Vereinfachungen ist" also "eine Zahnstruktur", die gekennzeichnet ist durch das Vorhandensein von "vier Hügeln, den beiden Jochkanten und einem Längsgrat" (SCHAUB 1925:100).

Diesen Vereinfachungen des Bauplans stellt SCHAUB (1925: 101) die "neuen Komplikationen des vereinfachten Bauplans" gegenüber, die hauptsächlich am Vorderende der ersten Molaren auftreten. Die einfachste Form stellt ein "bogenförmig nach vorn ausgebauchter Cingulumgrat ohne hügelförmige Verdickung" (SCHAUB 1925:101) dar, der sich jedoch nur bei *Paracricetodon spectabilis* findet. Die anderen oligozänen Arten "besitzen bereits einen deutlich markierten Vorderknospenhügel" (SCHAUB 1925:101), der in zwei Hälften zerlegt oder in einen dem *Paraconus* ähnlichen Hügel verwandelt werden kann.

Eine weitere Komplikation stellen die "Abdämmungen dar, welche in der Längsrichtung des Zahnes quer durch die Synklinalen gelegt werden" (SCHAUB 1925:102). Hierzu sind hauptsächlich die am Außenrand der oberen Molaren befindlichen zu rechnen, die von den Haupthügeln ausgehen. Auch diese Bildungen treten im Oberkiefer zuerst bei den M^1 auf.

Bei den U n t e r k i e f e r m o l a r e n zeigt die hypothetische Ausgangsform (Abb.5) Querjoche, die die Innenhügel mit den Hinterarmen der Außenhügel verbinden. Die "alte" Vorjochkante entspricht nach SCHAUB (1925:99) der hinteren Trigonidkante und entsteht durch die Verbindung Protoconidhinterarm-Metaconid. Im Laufe der Entwicklung "löst sich der Protoconidhinterarm vom Metaconid ab und zwar successive vom M_3 bis zu M_1 . Gleichzeitig bildet sich die neue Vorjochkante. ... Der vom Metaconid abgelöste Protoconidhinterarm bildet in diesem Stadium einen besonderen, hinter der neuen Vorjochkante und vor dem Meso-

stylidsporn liegenden spornartigen Fortsatz" (SCHAUB 1925: 99).

"In ihrer primitivsten Gestalt läuft" die Vorjochkante "dem vordern Zahnrand parallel und tritt mit den Vordercingula durch Vermittlung eines kurzen, vom Vorderarm des Protoconids ausgehenden Grätchens in Beziehung. Nach und nach und zwar successive von M_3 zu M_1 fortschreitend biegt sie sich aber mit ihrem labialen Ende nach vorn um und

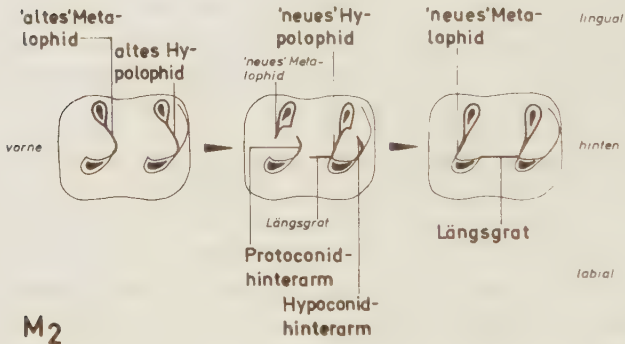


Abb.5: Figurativer Überblick über die Merkmalsänderungen der Unterkiefermolaren von Cricetiden. Nach den Thesen von SCHAUB (1925).

fügt sich direkt dem Vordercingulum an" (SCHAUB 1925:103). Die Nachjochkante dürfte entsprechend der "alten Vorderverbindung" in einem Grat bestanden haben, der das Entoconid mit der Hinterspitze des Hypoconidhalbmondes verband. Sie wird nach SCHAUB (1925:99) jedoch in dieser Form nicht mehr angetroffen. Er schließt auf ihr Vorhandensein

bei den "Vorfahren" der europäischen Cricetiden durch den Hypoconidhinterarm, den er als "Rest einer alten Querverbindung zwischen den beiden hinteren Hügeln" glaubt "deuten zu dürfen, einer Verbindung, die früher als die hintere Trigonidkante unterbrochen und durch die Nachjochkante ersetzt wurde. Das Talonid scheint in diesem Punkt wesentlich progressiver als das Trigonid zu sein" (SCHAUB 1925: 99). Sukzessive vom M_3 zum M_1 bildet sich der Hypoconidhinterarm zurück und verschmilzt letztendes ganz mit dem Hintercingulum. Das Nachjoch stellt sich immer weiter schräg nach vorne. Außerdem bildet sich allmählich ein deutlicher, hoher Längsgrat aus.

Als wichtigste Verkomplizierungen des Bauplans der unteren Molaren sind auch hier die des Vorderendes der M_1 zu nennen. Im einfachsten Falle unterscheidet sich die Vorderknospe der M_1 von der der M_2 nur durch die "Ausbauchung nach vorn. ... Nur eine schwache Erhebung seiner Mitte deutet die spätere Vorderknospenspitze an. Der Zahn wird durch eine solche Vorderknospe kaum verlängert. In ihrer weiteren Differenzierung verdickt sich die Cingulummitte zu einem kegelförmigen Hügelchen, das etwas weiter nach vorn rückt und zunächst die Höhe des vordern Außenhügels erreicht. In einem späteren Stadium wird der Vorderknospenhügel noch mehr nach vorn geschoben und gleichzeitig so verstärkt, daß er einen dritten Innenhügel bildet" (SCHAUB 1925:101).

Eine weitere Komplikation stellt die Ausbildung eines Pseudomesostylidsporns (SCHAUB 1925:102) dar, der auf eine sekundäre Verlängerung des Protoconidhinterarms zurückzuführen ist, aber nach SCHAUB nur bei den M_3 (den evolviertesten Unterkiefermolaren) auftritt.

Auch im Unterkiefer stellen die "Abdämmungen" (SCHAUB 1925: 102) eine Neubildung dar.

1.5. Problemstellung

Mit der Entdeckung des Cricetidenmaterials der Spaltenfüllung Möhren 13 wurde der Arbeit, die primär als Vergleich aller - vom Umfang des Fundgutes her kleinen - Lokalitäten Süddeutschlands konzipiert war, ein völlig anderer Schwerpunkt gesetzt. Die Reichhaltigkeit des Materials forderte eine detaillierte morphologische und metrische Analyse, die eine genaue Aussage über die Variabilität der "älteren" Eucricetodonten erhoffen ließ.

Zum Vergleich sollte eine möglichst "junge" Population (zu diesem Begriff s.Kap.1.6.2.) herangezogen werden, wobei sich das etwa ebenso umfangreiche neue Material von Gaimersheim anbot. Hierbei sollten auch die im Krieg nicht zerstörten Reste der von FREUDENBERG (1941) bearbeiteten Cricetidenzähne mit einbezogen werden.

Als erstes erfolgte die metrische Bearbeitung der Molaren. Hierbei tauchte ein neues Problem auf. Es fanden sich nämlich bei dem Material aus Möhren 13 Größenverhältnisse (s.Kap.2.), die entweder das Alter (s.Kap.1.1.) oder den von VIANEY-LIAUD (1972) vorgeschlagenen Entwicklungsmechanismus anzweifeln ließen, nach welchem das wichtigste Merkmal der Cricetidenentwicklung eine kontinuierliche Größenzunahme der Molaren vom Älteren zum Jüngeren sei⁺. Die dritte Möglichkeit, in Möhren 13 könne es sich um eine Population einer neuen Art handeln, konnte ausgeklammert werden, da die Bestimmung als *Eu. atavus* keine Zweifel auf-

⁺Die einzigen Hinweise auf andere Trends in der Cricetidenphylogenie finden sich bei VIANEY-LIAUD (1971), wo sie neben der Größenzunahme auch eine "leichte Vereinfachung der Zahnstruktur und eine Verlängerung des Mesolophs" anführt und 1969 bei der Beschreibung des *Eu. aff. huberi*: "Hier zeigen die M^2 ... einen primitiven Charakter."

kommen lassen konnte. Da auch die zeitliche Einstufung zumindest größenordnungsmäßig als geklärt betrachtet werden mußte, war eine Klärung der Frage zu versuchen, welche andere Ursachen dieser Diskrepanz zugrundegelegt werden können.

Einen Anfang mußte hierbei die Bestimmung der Entwicklungshöhe machen. Dazu boten sich die Thesen SCHAUB's (1925) von den Entwicklungstrends des Cricetidengebisses an (s. Kap.1.4), zu deren phylogenetischen Aspekten sich bisher nur BAHLO (1975) bekannte, während die These von der Widerspiegelung des phylogenetischen Ablaufs innerhalb der Zahnreihen bisher keinerlei Eingang in die neuere Literatur gefunden hat.

Es ergab sich also die Frage, ob im Rahmen dieser Untersuchung die SCHAUB'schen Thesen bewiesen werden können. Das reiche Material versprach hier eine Aussage nur über die letztere These, der phylogenetische Aspekt jedoch mußte vorläufig als richtig vorausgesetzt werden, da er sich allein anhand zweier Populationen nicht beweisen ließ. Der Beweis hierfür ist erst noch anhand mehrerer zeitlich aufeinanderfolgender Eucricetodon-Populationen größeren Umfangs zu führen.

Diese Überprüfung erforderte eine detaillierte morphologische Analyse aller Zahnbereiche. Hier sollten auch Aussagen versucht werden über die morphologische Variabilität und die Häufigkeit strukturell identischer Molaren, sowie über signifikante Merkmale oder Merkmalsverbindungen.

Die Reichhaltigkeit des Materials beider Fundstellen forderte weiterhin eine umfangreiche Untersuchung der metrischen Verhältnisse. Da in der Literatur die verschiedensten statistischen Methoden bei der Darstellung der Variabilität Anwendung finden, deren Ergebnisse aber ohne die Einzelmeßwerte nicht ineinander übergeführt werden können,

sollten in der metrischen Analyse die gebräuchlichsten Methoden nebeneinander dargestellt werden. Zudem interessierte bei beiden Populationen die Korrelation von Merkmalspaaren (Länge:Breite einzelner Zahntypen bzw. Länge: Länge oder Breite:Breite innerhalb von Zahnreihen) und die Regression (Änderung der Länge in Abhängigkeit von der Breite). Die beiden letztgenannten Untersuchungen konnten nur der Beschreibung der Verhältnisse beider Populationen dienen, schaffen also nur eine Ausgangsbasis für weitere Untersuchungen.

Es ergaben sich also folgende Ziele der Arbeit:

- (1) Die detaillierte metrische Analyse mit Aussagen über die metrische Variabilität, sowie über die Korrelation und Regression von Merkmalspaaren.
- (2) Die detaillierte morphologische Analyse mit Aussagen über die morphologische Variabilität von Einzelmerkmalen, die Häufigkeit struktureller Identität und die signifikanten Merkmale jeden Zahntyps.
- (3) Die Überprüfung der SCHAUB'schen These vom Erkennen des phylogenetischen Ablaufs innerhalb von Zahnreihen.

1.6. Arbeitsmethoden

1.6.1. Allgemeines

Das Material wurde mit einem LEITZ-Stereo-Mikroskop bei 25- bis 50-facher Vergrößerung untersucht. Alle Merkmale wurden als Merkmale linker Zähne abgebildet, um den Vergleich zu erleichtern. Da alle Stücke im Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München aufbewahrt werden, wurde dort, wo eine nähere Bezeichnung eines Zahnes nötig war, nur die Inventarnummer angegeben.

In den Abbildungen wurden verschiedene Abkürzungen gebraucht, die dort nicht mehr erklärt werden. Es sind dies (s.auch Abb.3):

(1) für die Morphologie der Unterkiefermolaren:

Acd	Anteroconid
Mcd	Metaconid
Pcd	Protoconid
Ecd	Entoconid
Hcd	Hypoconid
Mld	Metalophid
Hld	Hypolophid
Msd	Mesolophid
Emd	Ectomesolophid
Psd	Posterolophid
Pdva	Protoconidvorderarm
Pdha	Protoconidhinterarm
Hdha	Hypoconidhinterarm
Vcla	labiales Vordercingulum
Vcli	linguales Vordercingulum
Lg	Längsgrat
2.Qusp	2.Quersporen

M¹(2)(3) erster (bzw. zweiter oder dritter Unterkiefermolar

(2) für die Morphologie der Oberkiefermolaren:

Ac	Anteroconus
Pac	Paraconus
Pc	Protoconus
Mc	Metaconus
Hc	Hypoconus
Pl	Protoloph
Ml	Metaloph
Msl	Mesoloph
Eml	Enteromesoloph
Vcla	labiales Vordercingulum
Vcli	linguales Vordercingulum
Lg	Längsgrat

M¹(2)(3) erster (bzw. zweiter oder dritter) Oberkiefermolar

(3) für die metrischen Angaben:

n	Anzahl der untersuchten Objekte
L	Länge
B	Breite

d^2	Standardabweichung
d^2	Varianz
V	Variabilitätskoeffizient
r	Korrelationskoeffizient

1.6.2. Zur Homogenität des Materials

Obwohl bereits FAHLBUSCH (1970:22ff) eine umfassende Zusammenschau über dieses Thema gegeben hat, sei hier nochmals kurz darauf eingegangen.

Da es fast undenkbar ist, daß eine Gemeinschaft lebender Organismen - eine Biozönose - fossil unverändert überliefert wird, muß es sich bei Spaltenfüllungen verkarsteter Gebiete um Taphozönosen (Grabgemeinschaften) handeln, die zumindest teilweise allochthon sind. Es stellen sich daher die Fragen, wie lange die Füllung der Spalten dauerte und wie groß der Einzugsbereich war.

Aufgrund langjähriger Untersuchungen beantwortete DEHM (1961:60) die erste Frage folgendermaßen: "Nach den paläontologischen Befunden kann ... kein Zweifel bestehen, daß die Füllung von Spalten nur ganz kurze Zeit gedauert haben kann, welche einen geologisch kurzen Zeitraum nicht überschritten hat", was durch TOBIEN (1968) bestätigt wurde. Die Akkumulation der meist sehr großen Zahl von Resten wird von DEHM (1950, 1961), KOWALSKI (1960, 1964) und FAHLBUSCH (1970) als Überreste aus Gewöllern von Greifvögeln erklärt, die sich an deren Nist- oder Fraßplätzen ansammelten. "Derartige Anhäufungen können sich aber ohne ausnahmsweise gute oder schnelle Konservierungsvorgänge kaum über viele Jahrtausende oder gar längere Zeiträume fortsetzen, ohne daß eine Verwitterung selbst der widerstandsfähigen Zähne eintreten würde. Auch bei günstigen Klimaverhältnissen setzt nach einer gewissen Zeit eine Zerstörung ein. Die Einschwemmung in eine nahegelegene Karstspalte muß aber - nach der guten Erhaltung der Über-

lieferten Reste - vor dem Beginn stärkerer Zersetzung erfolgt sein. Die Anzahl der in einer Spaltenfüllung vereinigten Generationen von Nagetieren darf daher normalerweise auf kaum mehr als einige Hundert geschätzt werden" (FAHLBUSCH 1970:23).

Sehr viel schwieriger ist die Beantwortung der Frage nach dem Einzugsgebiet einer Spaltenfüllung und somit danach, ob die Spaltenfüllungen auch ökologisch homogen sind. Bei guterhaltenen Kleinsäugerresten dürfte die Transportweite kaum mehr als wenige Kilometer betragen haben, jedoch hängt die Größe des Einzugsbereiches von mehreren Faktoren ab. Hier nennt FAHLBUSCH (1970:24) die Größe und Lebensweise der Tiere, die Todesursache, die geographischen Gegebenheiten und viele andere Faktoren. Die Taphozönosen der Spaltenfüllungen scheinen also auch in ökologischer Hinsicht als homogen bezeichnet werden zu können, wenngleich durch mehrere Autoren (HRUBESCH 1957, DEHM 1950 u.a.) eine ökologische Inhomogenität diskutiert wird.

Betrachtet man die Spaltenfüllungen also als zeitlich und ökologisch homogen, so muß es sich bei Zahnresten einzelner Arten und Fundstellen um Belegstücke von Fortpflanzungsgemeinschaften⁺ handeln. Da es "keinerlei Anhaltspunkte" gibt, "daß sich eine Säugetierart in ihrem Skelett oder Gebiß innerhalb der zur Diskussion stehenden Zeiträume merklich ändert" (FAHLBUSCH 1970:95), kann der in der Zoologie verwendete Populationsbegriff erweitert und auch hier angewendet werden. Nach FAHLBUSCH (1970:95) können sich daher auch Fossilgemeinschaften aus verschiedenen "Populationen" zusammensetzen, vorausgesetzt, daß unter "Population ... die Gesamtheit der Individuen einer Art oder Rasse, die

⁺im paläontologischen Sinne, d.h. bis zu mehrere Hundert Generationen umfassend

in einem geographisch und zeitlich eng begrenzten Raum eine kontinuierliche Fortpflanzungsgemeinschaft bilden" (FAHLBUSCH 1970:95) verstanden wird. Inwieweit jedoch das Material einer Gattung in einer Spaltenfüllung einer oder mehreren Arten zuzurechnen ist, müssen erst genaue metrische und morphologische Untersuchungen klären. Wenn also in der nachfolgenden Bearbeitung der Materialien von Möhren 13 und Gaimersheim von "Populationen" gesprochen wird, geschieht dies schon in Kenntnis des Untersuchungsergebnisses.

1.6.3. Metrisch-analytische Methoden

Die Messungen der Zähne wurden mit dem WILD-Censor bei 25-facher Vergrößerung und der Meßgenauigkeit des Gerätes von einem Hundertstel Millimeter durchgeführt. Für alle Zähne wurde jeweils zweimal die größte Länge und Breite gemessen. Alle Meßangaben erfolgten in Millimetern.

In der Darstellung der Längen- und Breitenwerte wurde von den üblichen Punktediagrammen abgesehen und stattdessen die in der Tektonik übliche Auszählmethode (s. ADLER, FENCHEL, MARTINI & PILGER, 1967) angewendet, die die Ermittlung der Besetzungsdichte von Punktediagrammen erlaubt und die Maxima bzw. das Maximum besser hervorhebt.

Um die Größe des Abstandes zwischen den Extremwerten angeben zu können, wurde die Variationsbreite VB bestimmt.

Die Berechnung des arithmetischen Mittelwertes $\bar{x}$ ermöglichte die Angabe der Varianz σ^2 nach der Formel

$$\sigma^2 = \frac{f_1(x_1 - \bar{x})^2 + f_2(x_2 - \bar{x})^2 + \dots + f_n(x_n - \bar{x})^2}{n - 1}$$

(f_1 bis f_n = Häufigkeit der einzelnen Werte, x_1 bis x_n = betrachtete Werte, $\bar{x}$ = arithmetisches Mittel, n = Zahl

der betrachteten Werte).

Die Standardabweichung ergibt sich aus der Quadratwurzel der Varianz. Sie kann auch noch als Streuung bezeichnet werden.

Vergleicht man die Standardabweichung in zwei Stichproben, so sind große Maße großen Abweichungen, kleine Maße kleinen Abweichungen ausgesetzt. Daher ergeben die Messungen an großen Objekten größere mittlere Abweichungen. Es darf daraus aber nicht geschlossen werden, daß die Variabilität eine größere ist. Es ist daher ratsam, beim Vergleich den Variabilitätskoeffizienten V heranzuziehen, der auf die absolute Größe der zu vergleichenden Gegenstände Rücksicht nimmt und der sich durch die Formel

$$V = \frac{s \cdot 100}{x}$$

berechnen läßt.

Für Mittelwert und Variabilitätskoeffizient wurden die Vertrauensgrenzen angegeben, für ihre Berechnung sei auf CAVALLI-SFORZA (1974:46) hingewiesen.

Auf den Vergleich der Mittelwerte oder Varianzen (t- bzw. F-Test) von *Eu.atavus* bzw. *Eu.praecursor* mit denen anderer *atavus*- bzw. *praecursor*-Populationen wurde verzichtet, da sich *Eu.atavus* auch ohne diese Tests als ungewöhnlich auswies und *Eu.praecursor* eine deutliche metrische Übereinstimmung mit der *praecursor*-Population von St.-Victor-la-Coste zeigte.

Mit Hilfe der obengenannten Methoden konnten bisher nur die Eigenschaften (z.B. Mittelwert, Variabilität) eines Einzelmerkmals (Länge bzw. Breite) beschrieben werden. Es interessierte jedoch auch die Intensität des Zusammenhangs zwischen den Längen- und Breitenwerten jedes Zahntyps. Dieses wurde mit Hilfe des Korrelationskoeffizienten r unter-

sucht. Die Berechnung erfolgte mit Hilfe der Formel

$$r = \frac{\text{Kovarianz (L,B)}}{\sqrt{\text{Varianz}_L \cdot \text{Varianz}_B}}$$

wobei unter "Kovarianz (L,B)" die Summe der Abweichungsprodukte dividiert durch die Anzahl der Freiheitsgrade zu verstehen ist (s.CAVALLI-SFORZA 1974:83).

Entsprechend ließ sich auch die Korrelation der Längen- bzw. Breitenwerte innerhalb der Zahnreihen berechnen. Es wurde immer die Korrelation zwischen erstem und zweitem bzw. zweitem und drittem Molar untersucht. Alle Korrelationswerte wurden auf ihre Signifikanz hin untersucht, wobei die Tabellenwerte in CAVALLI-SFORZA (1974:87) zugrundegelegt wurden.

Um den linearen Zusammenhang zwischen Längen- und Breitenwerten deutlich und genau darstellen zu können, mußten die Regressionsgeraden berechnet werden. Dies erfolgte durch die Gleichung

$$B = a + b \cdot L$$

wobei sich a aus der Gleichung

$$a = m_B - b \cdot m_L$$

und b aus der Gleichung

$$b = \frac{S(x_L - m_L) \cdot (x_B - m_B)}{S(x_L - m_L)^2}$$

berechnen lassen (x_L = betrachtete Längenwerte, x_B = betrachtete Breitenwerte, m_L = arithmetisches Mittel der Längenwerte, m_B = arithmetisches Mittel der Breitenwerte,

B = Breite, L = Länge).

1.6.4. Morphologisch-analytische Methoden

Während es im allgemeinen keine Schwierigkeiten macht, die metrische Variabilität innerhalb einer Population festzustellen, ist die Erfassung der Variabilität morphologischer Merkmale erheblich problematischer, da die meisten dieser Merkmale mit einfachen mathematischen Mitteln nicht zu beschreiben sind. Bisher bediente man sich daher bei der Darstellung morphologischer Details meist relativer Beschreibungen. Ausnahmen in dieser Hinsicht bildeten lediglich die Arbeiten von HOOPER (1957), FAHLBUSCH (1966 und 1970) und SCHMIDT-KITTLER (1971). Ihnen allen ist gemeinsam, daß ein bestimmtes morphologisches Detail einem "Merkmalstyp" zugeordnet wird, die mit mehreren anderen Merkmalstypen einer "Merkmalsklasse" angehören. Dieses Verfahren wurde in detaillierterer Form auch in der vorliegenden Arbeit angewendet: Primär mußte versucht werden, die Vielfalt der morphologischen Elemente bestimmten Merkmalsklassen zuzuordnen. Hierbei bot sich eine Quergliederung der Molaren an, die sich durch das Vorherrschen der Querelemente des Eucricetodon-Molaren (Anteroloph bzw. -id, Verbindungsgrate der Vorder- bzw. Hinterhügel, Posteroloph bzw. -id) begründen ließ. Es wurden vier hypothetische Merkmalsklassen gebildet, die sich in ihrer Reihenfolge von vorne nach hinten folgendermaßen bezeichnen lassen:

(1) im Oberkiefer:

Klasse A: Die Strukturelemente des Prälobus und ihre Beziehungen zu Para- und Protoconus

Klasse B: Die Verbindungen und Konstellationen von Para- und Protoconus

Klasse C: Die Strukturelemente der mittleren Quertäler

Klasse D: Die Verbindungen und Konstellationen von
Meta- und Hypoconus

(2) im Unterkiefer:

Klasse A: Die Strukturelemente des Prälobus und ihre
Beziehungen zu Meta- und Protoconid

Klasse B: Die Verbindungen und Konstellationen von
Meta- und Protoconid

Klasse C: Die Strukturelemente der mittleren Quertä-
ler

Klasse D: Die Verbindungen und Konstellationen von
Ento- und Hypoconid

Diese Merkmalsklassen wurden ihrerseits in verschiedene "Merkmalstypen" untergliedert, wobei jeder Typ eine bestimmte Merkmalsausbildung der betreffenden Klasse kennzeichnete, sodaß letztendlich jeder einzelne Molar durch vier Merkmalstypen signifiziert werden konnte. Für die Kennzeichnung der Typen wurden arabische Ziffern gewählt. Um den Zielen der Problemstellung gerecht werden zu können, mußte bei der Aufstellung von Merkmalstypen jeder kleinste deutlich erkennbare Unterschied in der Merkmalsausbildung erfaßt werden. Es ist jedoch zu beachten, daß die Grenzziehung zwischen den einzelnen Klassen subjektiv erfolgte und auch die Einstufung einer Merkmalsausbildung in einen bestimmten Merkmalstyp infolge der oft fließenden Übergänge von einem zum anderen Typ nie vollkommen objektiv sein konnte.

Da mit zunehmender Abkauung des Zahnes die Einstufung in einen bestimmten Merkmalstyp zusätzlich noch erschwert wird und da es der Umfang des Materials erlaubte, wurden in der morphologischen Analyse dieser Arbeit die abgekauten Exemplare nicht berücksichtigt.

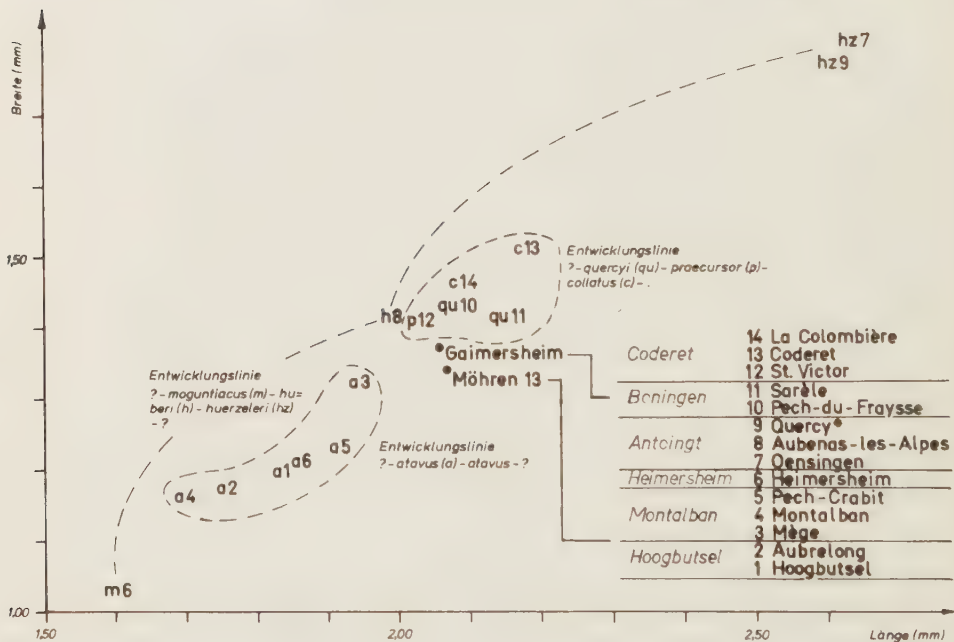
Weiterhin interessierte auch, inwieweit sich strukturell identische Molaren finden lassen. Da jeder Molar sich mit Hilfe obengenannter Methode durch vier mit arabischen Indices versehene Großbuchstaben kennzeichnen ließ, die das

morphologische Gesamtbild des Zahnes unverwechselbar zu signifizieren vermochten, mußten Zähne mit gleichen Buchstaben-Zahlen-Kombinationen strukturell identisch sein. Es wurden daher diese "Merkmalsformeln" ausgezählt und alle bei mehr als einem Exemplar auftretenden in ihrer prozentualen Häufigkeit erfaßt. Außerdem wurden die in zwei bzw. drei Merkmalen gleichen Molaren festgestellt, um eine Aussage über signifikante Merkmalsverbindungen treffen zu können.

2. Metrische Analysen

2.1. Metrische Analyse der Oberkiefermolaren

Wie in Abb.6 exemplarisch anhand der M^1 der Eucricetodon-Arten verschiedener europäischer Lokalitäten dargestellt, liegen die arithmetischen Mittelwerte der Populationen



* hier die von VIANEY-LIAUD (1972) als "anciennes collections" bezeichneten Materialien

Abb.6: Die metrische und stratigraphische Verteilung erster Oberkiefermolaren der oligozänen Eucricetodon-Arten Europas. Nach VIANEY-LIAUD (1972) und BAHLO (1975).

von Möhren 13 und Gaimersheim nahe beieinander in der Mitte zwischen den beiden von BAHLÖ (1975) postulierten Entwicklungslinien *atavus* - *atavus* - ? und *quercyi* - *praecursor* - *collatus* - Während ohne Berücksichtigung von Möhren 13 und Gaimersheim die metrische Abgrenzung der beiden Entwicklungsreihen relativ leicht vollziehbar erscheint, wird diese Trennung bedeutend schwieriger, wenn man die beiden Lokalitäten mit in die Betrachtung einbezieht. Würde man den weiteren Überlegungen die Arbeit von VIANEY-LIAUD (1971) zugrundelegen, so wäre hiermit ein weiterer Beweis für die Entwicklungslinie *atavus* - *huberi* - *quercyi* - *praecursor* - ... erbracht. Das wiederum würde bedeuten, daß die *Eucricetodon*-Populationen von Möhren 13 und Gaimersheim in verwandtschaftlicher Beziehung stünden. Diese Annahme bedingt, daß bei der Bearbeitung der beiden Zahnmaterialien neben ihren metrisch-variationsstatistischen auch ihre morphologisch-variationsstatistischen Eigenschaften interessieren müssen.

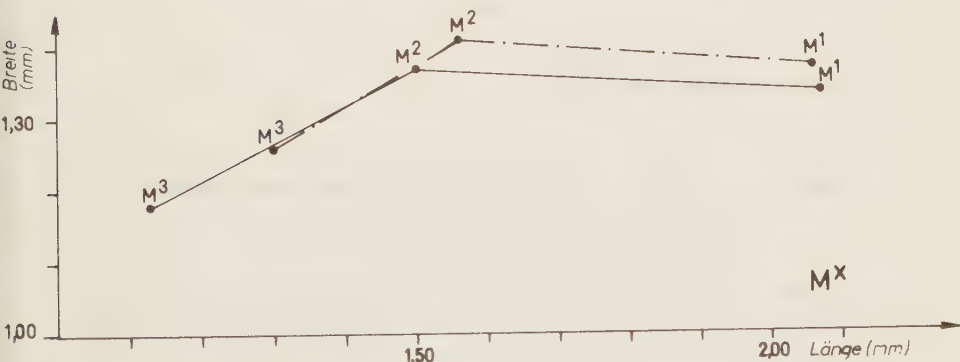


Abb.7: Arithmetische Mittelwerte der Oberkiefermolaren von *Eu.atavus* aus Möhren 13 (durchgezogene Linie) und *Eu.praecursor* aus Gaimersheim (strichpunktierte Linie).

Wenngleich auch - wie oben schon (Abb.6) bei den M^1 aufgeführt - ebenso die zweiten und dritten oberen Molaren ähnliche Größenverhältnisse aufweisen, so wird doch der Unterschied zwischen den beiden Populationen von den ersten zu den dritten Molaren immer deutlicher (Abb.7). Diese Tatsache ließe nach VIANEY-LIAUD (1971) trotz der einander ähnlichen metrischen Verhältnisse bei den M^1 und M^2 auf einen größeren Altersunterschied schließen, da sich ihre Meinung, von den älteren zu den jüngeren Formen sei eine relativ stärkere Vergrößerung der dritten Molaren zu finden, hier bestätigt zeigt. Ob diese Unterschiede wirklich signifikant oder ob sie zufallsbedingt sind, soll im Folgenden zu klären versucht werden. Dabei ist jedoch zu beachten, daß die aufgeführten Signifikanzschwellwerte nicht dem unterschiedlichen Alter der beiden Populationen Rechnung tragen, sondern daß sie zwei normalverteilte Grundgesamtheiten derselben Provenienz zugrundegelegt haben. Etwaige signifikante Unterschiede müssen demzufolge immer noch mit Hilfe anderer Methoden auf ihre Aussagefähigkeit hin untersucht werden.

2.1.1. Einzelzähne

Wie oben bereits angeführt, liegen die arithmetischen Mittelwerte der M^1 von Möhren 13 und Gaimersheim nahe beieinander, während sie sich in der Zahnreihe nach hinten immer weiter voneinander entfernen. Hierbei weisen die Gaimersheimer Oberkiefermolaren (mit Ausnahme der M^1 , deren Mittelwert eine geringfügig kürzere Länge anzeigt) die größere Länge und Breite auf, wobei die Längenwerte der M^3 am stärksten divergieren (Abb.7).

Während die Abbildungen der Isolinien gleicher Punkthäufigkeit (Abb.8 - 10) im Gaimersheimer Material eine anomale Punktverteilung annehmen lassen, beweisen die Block-

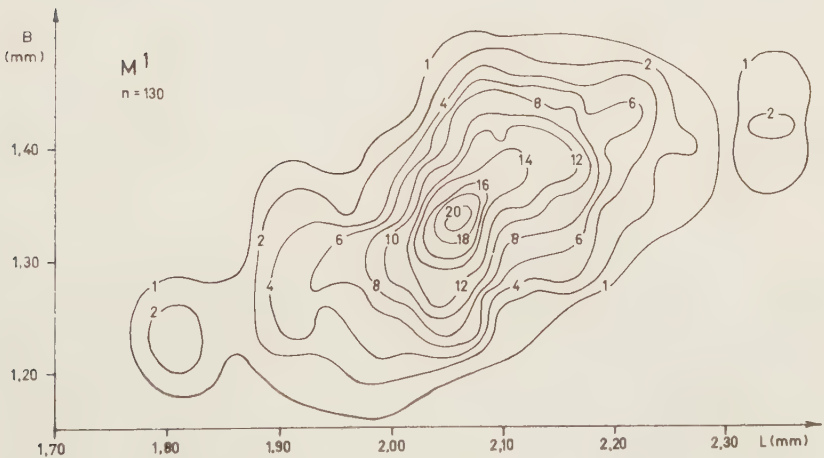
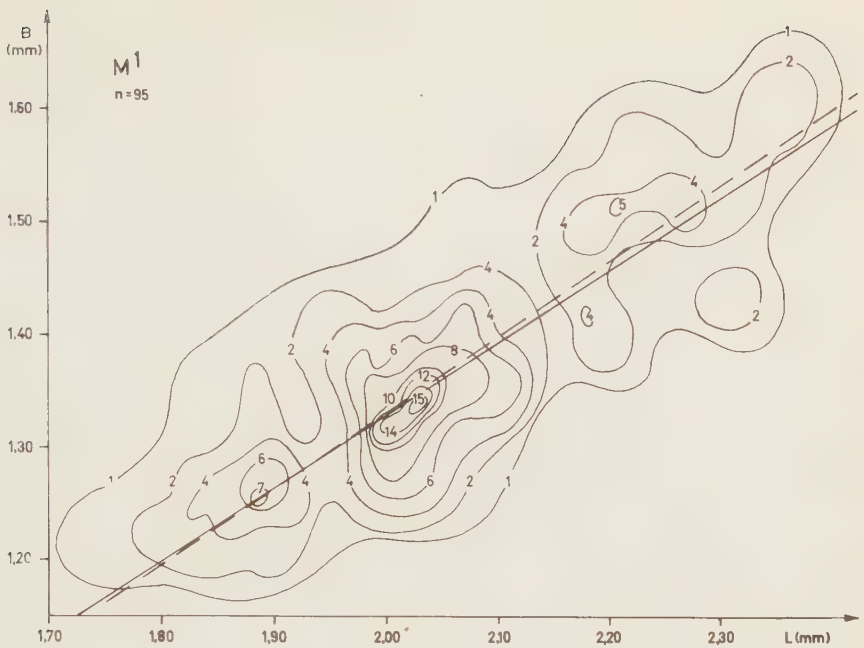


Abb. 8: Isolindiagramme der ersten Oberkiefermolaren von *Eu.praecursor* aus Gaimersheim (oben) und *Eu.atavus* aus Möhren 13 (unten). Gestrichelte Gerade: aus den Mittelwerten konstruierte Regressionsgerade; durchgezogene Gerade: errechnete Regressionsgerade.

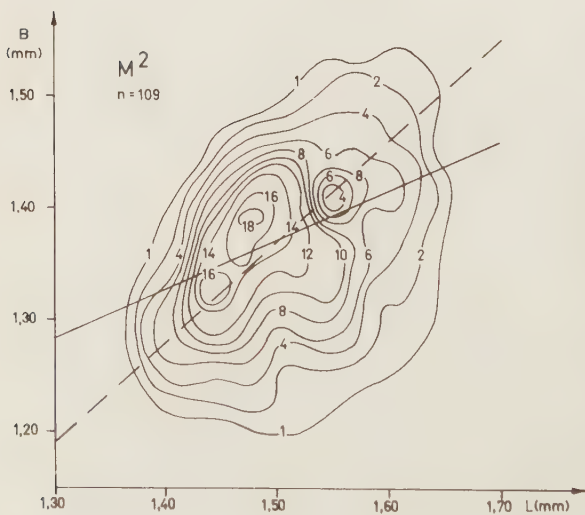
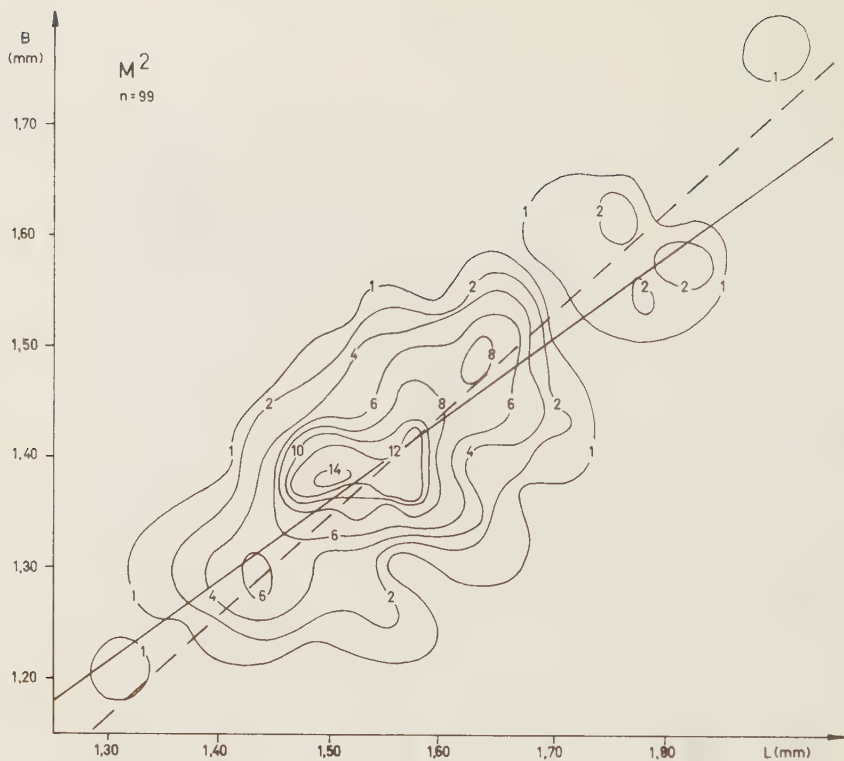


Abb.9:
Isoliniendiagramme der zweiten Oberkiefermolaren von *Eu.praecursor* aus Gaimersheim (oben) und *Eu.ata-vus* aus Möhren 13 (unten). Gestrichelte Gerade: aus den Mittelwerten konstruierte Regressionsgerade; durchgezogene Gerade: errechnete Regressionsgerade.

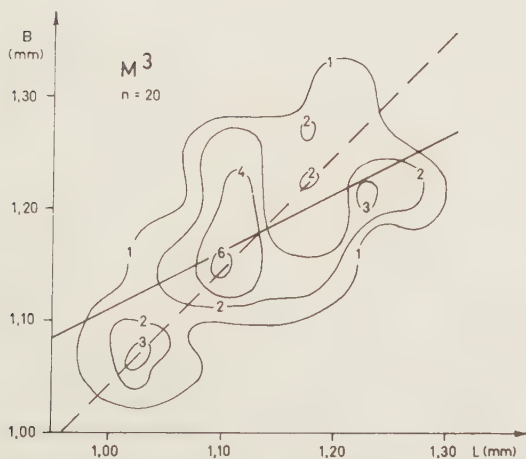
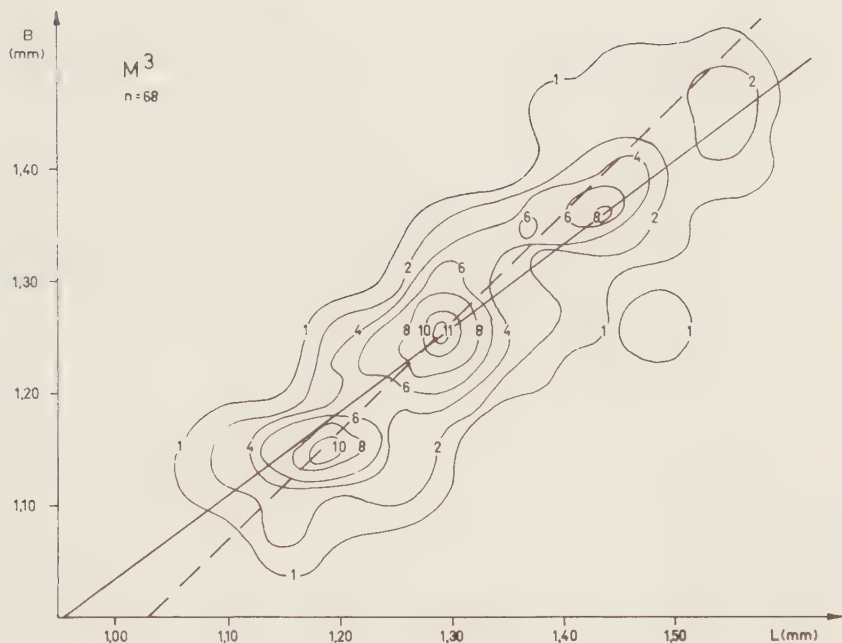


Abb.10:
Isoliniendiagramme
der dritten Oberkie-
fermolaren von Eu.
praecursor aus Gai-
mersheim (oben) und
Eu.atavus aus Möhren
13 (links). Gestrichel-
te Gerade: aus den Mit-
telwerten konstruierte
Regressionsgerade;
durchgezogene Gerade:
errechnete Regressions-
gerade.

diagramme der Längen- und Breitenwerte (Abb.11 - 13), daß auch die Gaimersheimer Werte normalverteilt sind, wenn- gleich auch die Variationsbreite der Gaimersheimer Mola- ren stets größer ist (nur die Variationsbreite der M^1 - Längen von Möhren 13 ist größenordnungsmäßig mit der von Gaimersheim zu vergleichen). Hierbei nimmt in Gaimersheim die Variationsbreite der Längen nach hinten in etwa dem gleichen Maße ab (Anhang, Tab.1), in Möhren 13 weisen die M^1 eine fast doppelt so große Variationsbreite auf, wie die zweiten und dritten Molaren, wobei die letzten Mola- ren stärker variieren als die mittleren.

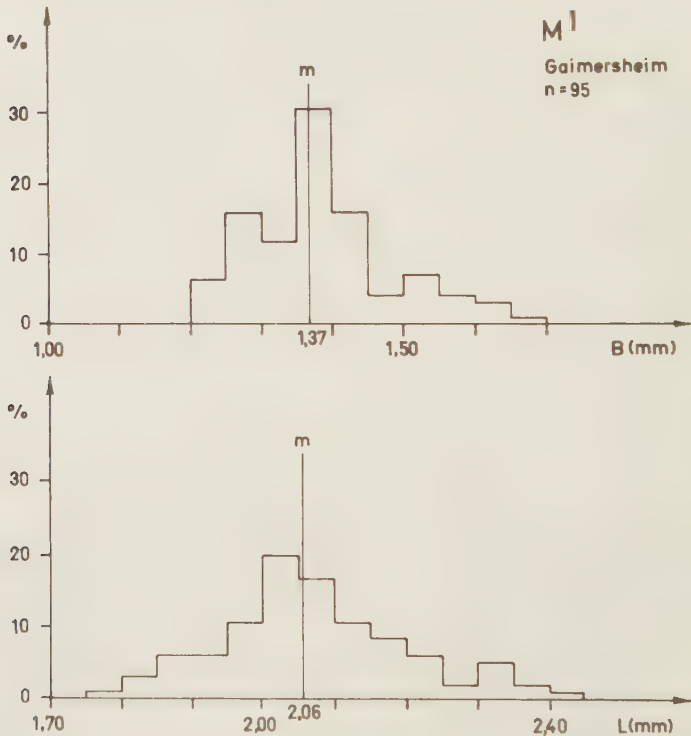


Abb.11a: Häufigkeitsverteilungen der Längen- und Breitenwerte der ersten Oberkiefermolaren von *Eu.praecursor* aus Gaimersheim.

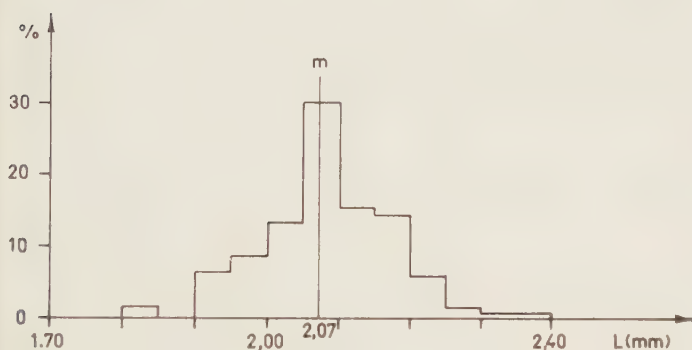
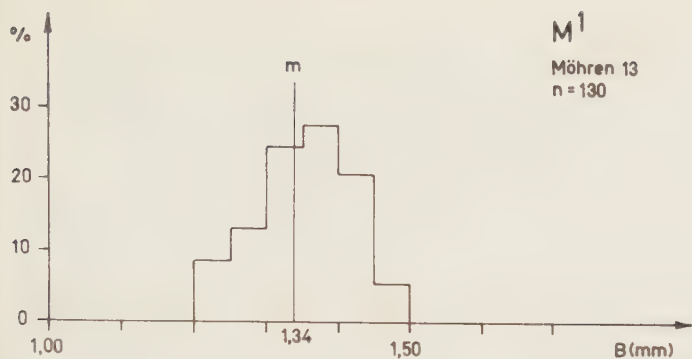


Abb. 11b:
Häufigkeitsverteilungen der Längen- und Breitenwerte der ersten Oberkiefermolaren von *Eu. atavus* aus Möhren 13

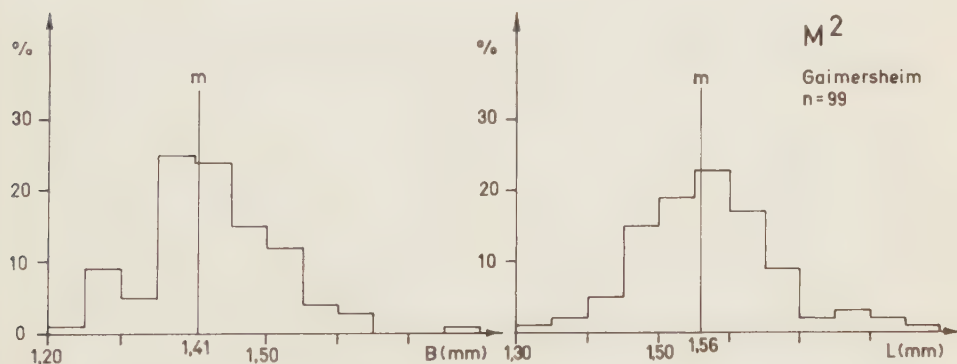


Abb. 12a: Häufigkeitsverteilungen der Längen- und Breitenwerte der zweiten Oberkiefermolaren von *Eu. praecursor* aus Gaimersheim.

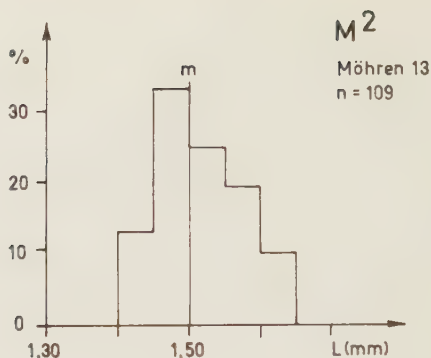
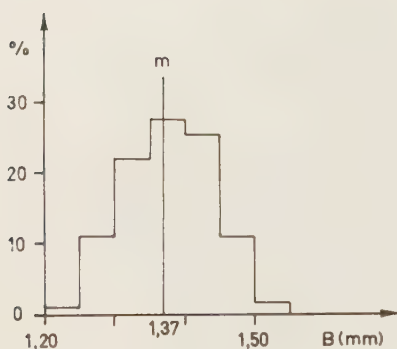


Abb.12b: Häufigkeitsverteilungen der Längen- und Breitenwerte der zweiten Oberkiefermolaren von *Eu. atavus* aus Möhren 13.

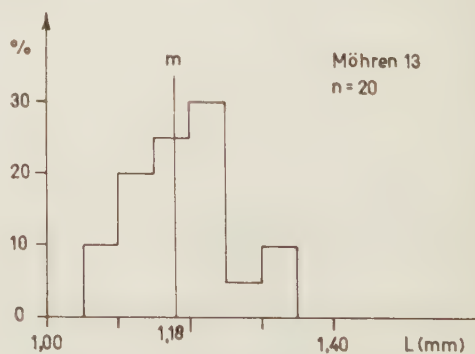
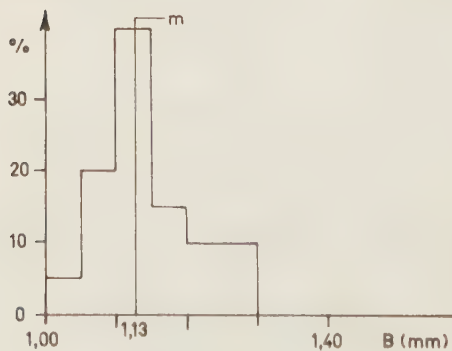
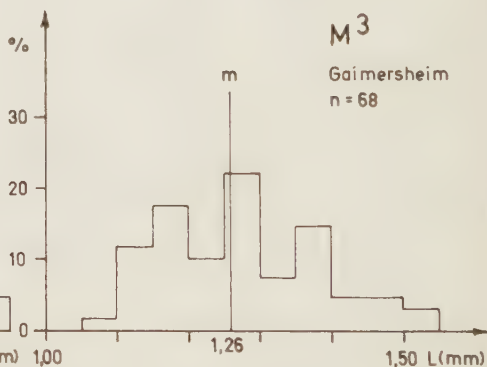
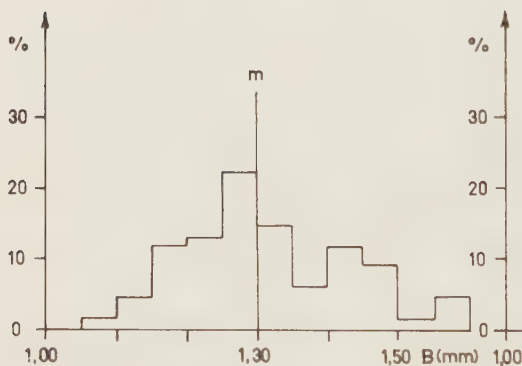


Abb.13: Häufigkeitsverteilungen der Längen- und Breitenwerte der dritten Oberkiefermolaren von *Eu. praecursor* (Gaimersheim) und *Eu. atavus* (Möhren 13).

Bei den Breitenwerten zeigen in Möhren 13 die M^1 die geringste, die M^2 die größte Variationsbreite. Die Werte sind sich sehr ähnlich und somit in ihrer Reihenfolge nicht wertbar. Bei den Gaimersheimer Molaren variieren

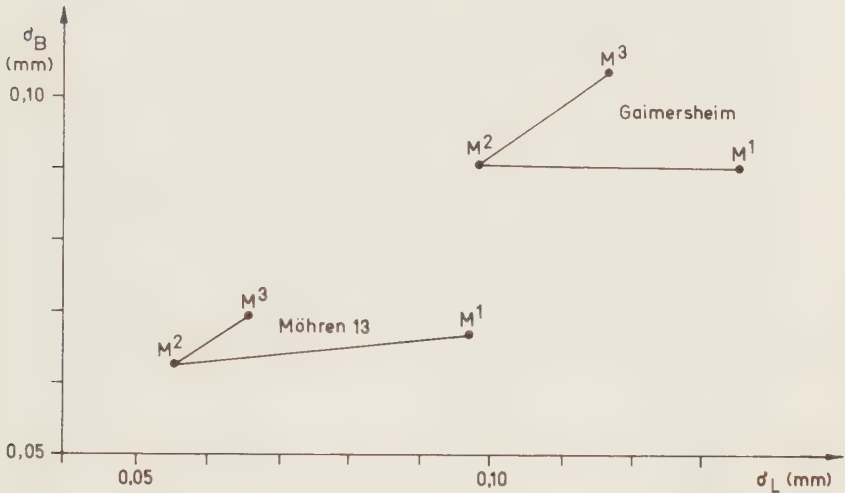


Abb.14: Standardabweichungen der Längen- und Breitenwerte bei den Oberkiefermolaren von *Eu. atavus* aus Möhren 13 und *Eu. praecursor* aus Gaimersheim.

ebenfalls die M^2 in ihrer Breite am meisten, jedoch die M^3 am wenigsten.

Da mit zunehmendem Stichprobenumfang bis zu einer bestimmten n -Zahl im allgemeinen auch die Variationsbreite wächst, die beiden Materialien aber etwa denselben Stichprobenumfang haben, ist schon allein anhand der Variationsbreiten ein Unterschied beider Populationen zu vermuten. Dieser Unterschied wird noch deutlicher, betrachtet man die Stan-

dardabweichungen (Abb.14), die - wie erwartet - in Gaimersheim deutlich größer sind. Hierbei fällt zudem auf, daß in Möhren 13 wie in Gaimersheim die Längenwerte der M^1 die größte, die der M^2 die kleinste Standardabweichung aufweisen. Bei den Breitenwerten zeigen in beiden Fällen die M^3 die größten Werte, die Streuung der M^1 und M^2 ist in jeder Population etwa gleich groß.

Bei dem Vergleich der Standardabweichungen ist zu bedenken, daß die großen Maße großen Abweichungen, die kleinen Maße kleinen Abweichungen ausgesetzt sind und infolgedessen große Meßwerte auch große mittlere Abweichungen (Standardabweichungen) aufweisen. Will man daher die Streuungen zweier Stichproben zuverlässig miteinander vergleichen, sollte man die Variabilitätskoeffizienten der beiden heranziehen, die den oben genannten Verhältnissen Rechnung tragen (Abb.15). In Abb.15 fällt auf, daß mit Ausnahme der

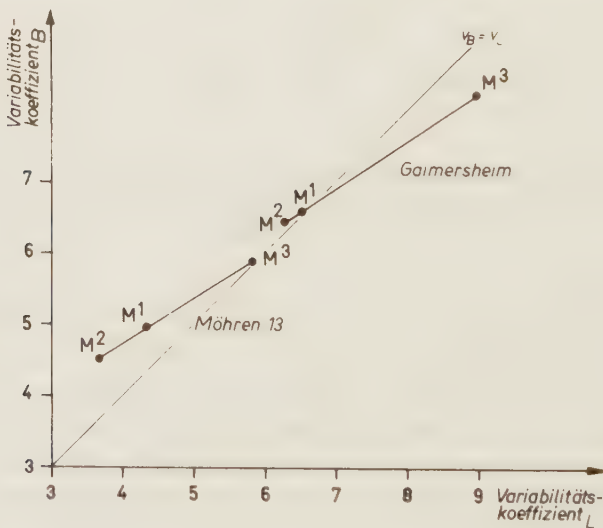


Abb.15: Variabilitätskoeffizienten der Oberkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13) und *Eu. praecursor* (Gaimersheim).

Gaimersheimer M^3 die Variabilitätskoeffizienten der Breitenwerte größer sind als die der Längenwerte. Die Koeffizienten der Längen- und Breitenwerte nehmen dabei stets von den M^2 über die M^1 zu den M^3 zu. Auffällig ist zudem, daß in beiden Populationen die Werte auf einer Geraden liegen. Da sich hier ebenfalls - zumindest größenmäßig - deutliche Unterschiede ergeben, können die beiden Materi-

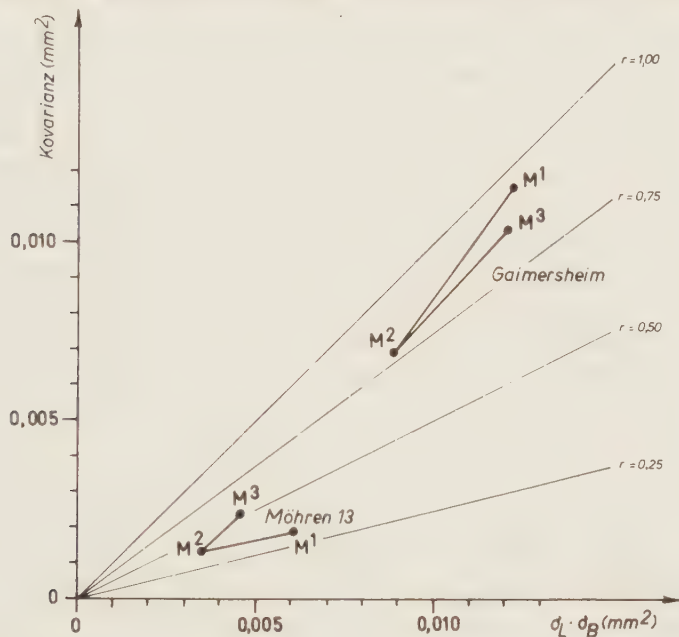


Abb.16: Die Abhängigkeit des Korrelationskoeffizienten r von der Kovarianz und dem Produkt der Standardabweichungen von Länge und Breite.

alien auch hinsichtlich ihrer Variabilitätskoeffizienten als different bezeichnet werden. Ebenso können sie als homogen angesehen werden, da die Werte ihrer Variabilitätskoeffizienten denjenigen entsprechen, die von SIMPSON, ROE & LEWONTIN (1960) und anderen Autoren angegeben werden und

die man als Normalwerte bei Säugetiermolaren ansehen darf. Hat man eine größere Menge von Beobachtungspaaren (hier Längen- und Breitenwerte) registriert, so interessiert auch die Korrelation dieser Merkmale, deren Intensität man durch den Korrelationskoeffizienten beschreiben kann. Um die Abhängigkeit des Korrelationskoeffizienten von der Kovarianz und dem Produkt aus den Standardabweichungen von Längen- und Breitenwerten etwas deutlicher zu machen, sei auf Abb.16 verwiesen. Der Korrelationskoeffizient r kann nur Werte zwischen -1 und $+1$ annehmen, hier nur zwischen 0 und $+1$, da mit Zunahme der Länge stets eine Zunahme der Breite erfolgt, niemals aber mit der Zunahme der Länge eine Breitenverminderung einhergeht. Daß aus einer großen Standardabweichung nicht auch ein großer Korrelationskoeffizient folgert, ist in Abb.16 verdeutlicht. Hierin kommt zwar zum Ausdruck, daß bei großen Standardabweichungen r durchaus auch klein sein kann (in diesem Fall müßte das Gaimersheimer Feld senkrecht nach unten versetzt im untersten Segment liegen), aber es ist keine Aussage darüber möglich, wie signifikant die Werte sind.

Das Ablesen der Signifikanz ermöglicht Abb.17. Da die Signifikanzschwellwerte des Korrelationskoeffizienten vom Stichprobenumfang minus 2 abhängig sind, wurden die errechneten r -Werte für die oberen Molaren in Abhängigkeit von ihren $(n-2)$ -Zahlen aufgetragen. Hierbei zeigt sich, daß die Korrelation zwischen Längen- und Breitenwerten bei der Gaimersheimer Population viel intensiver ist als beim Material aus Möhren 13, wo der Korrelationskoeffizient der M^3 zwar die Signifikanzschwelle mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% überschreitet, jedoch unter dem Niveau von 1% bleibt und somit eine Korrelation zumindest nicht als restlos erwiesen angesehen werden kann.

Durch die Kenntnis der Kovarianz-Werte können die beiden Populationen noch auf eine weitere Art miteinander vergli-

chen werden, nämlich mit Hilfe der Regressionsgeraden (Abb.18,19). Es zeigt sich, daß die Regressionsgeraden der Oberkiefermolaren von Möhren 13 die Breitenachse weiter oben schneiden als die von Gaimersheim, deren

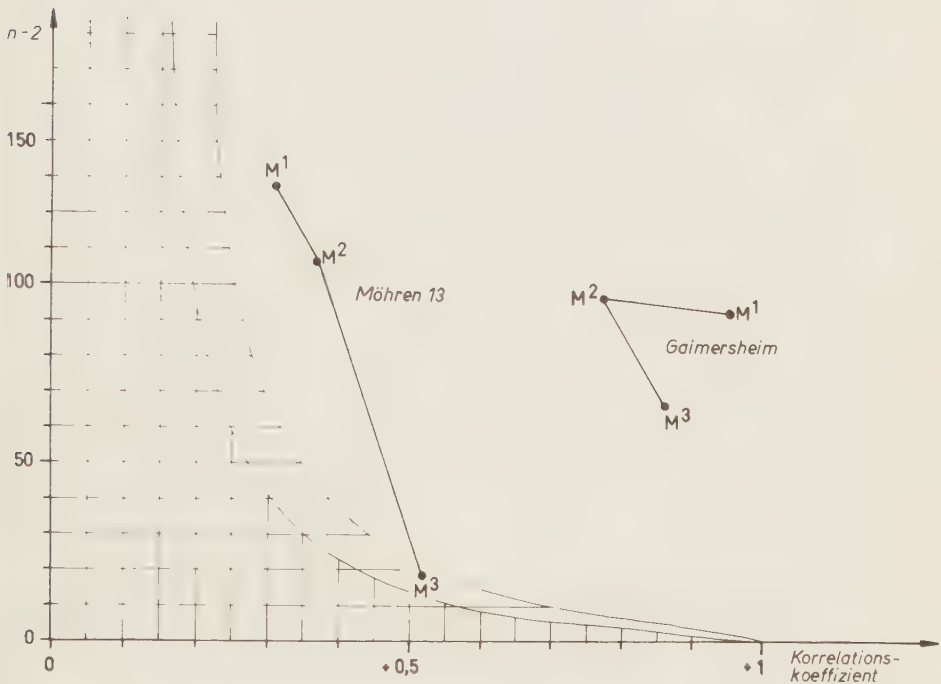


Abb.17: Korrelationskoeffizienten der Oberkiefermolaren von *Eu.atavus* (Möhren 13) und *Eu.praecursor* (Gaimersheim). Die Begrenzungskurve des karierten Feldes kennzeichnet die Signifikanzschwelle bei 5% Irrtumswahrscheinlichkeit, die des schraffierten Feldes die Signifikanzschwelle bei 1% Irrtumswahrscheinlichkeit.

M¹-Gerade sogar ihren Schnittpunkt auf der Längsachse hat. Der Verlauf der Geraden in Möhren 13 ist zudem fla-

cher, wobei die M^3 fast ausschließlich breiter als lang sind. In der Population von Gaimersheim überlappen sich die Längenwerte der einzelnen Zahntypen dachziegelartig, während sie bei den Molaren aus Möhren 13 hintereinandergestaffelt sind. Vergleicht man die Geraden mittlerer Steigung der Oberkieferzähne miteinander (sie ergeben sich aus der Summe der Geradengleichungen dividiert durch drei), so zeigt sich der Unterschied noch deutlicher. Die Gerade der Gaimersheimer Zähne folgt genauer der Isolinie gleichen Längen-/Breitenverhältnisses (hier 1,50) als die der Oberkiefermolaren aus Möhren 13, die fast das gesamte Feld vom Längen-/Breitenverhältnis 1,00 bis 2,00 durchzieht. Das bedeutet, daß in der Gaimersheimer Population das Längen-/Breitenverhältnis in einer Zahnreihe nach hinten durchschnittlich langsamer abnimmt als in Möhren 13. Außerdem läßt sich daraus ersehen, daß größere Zähne eines Zahntyps in Gaimersheim in etwa dasselbe Längen-/Breitenverhältnis aufweisen wie kleinere, während in Möhren 13 größere Zähne durchschnittlich schlanker sind als kleinere.

2.1.2. Zahnreihen

Da vollständige Zahnreihen und auch Zahnreihen mit nur zwei Molaren in nur geringem Umfang vorhanden sind, waren einer genaueren metrischen Analyse der Populationen Möhren 13 und Gaimersheim hinsichtlich ihrer Zahnreihen enge Grenzen gesetzt. Dennoch soll versucht werden, zumindest Grundsätzliches über die Zusammenhänge innerhalb der Zahnreihen auszusagen.

In den Abb. 20 - 23 wurden jeweils die Zahnlangen bzw. -breiten eines Individuums miteinander verbunden. Es zeigt sich dabei eine strenge Gleichsinnigkeit des Geradenverlaufs, der nur in vier Fällen deutlich durchkreuzt wird.

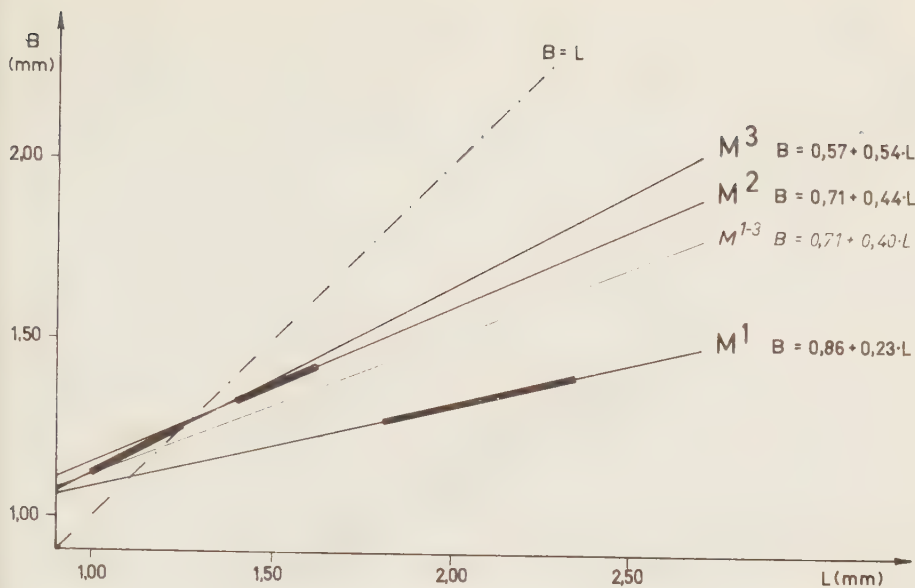


Abb. 18: Regressionsgeraden der Oberkiefermolaren von *Eu. atavus*

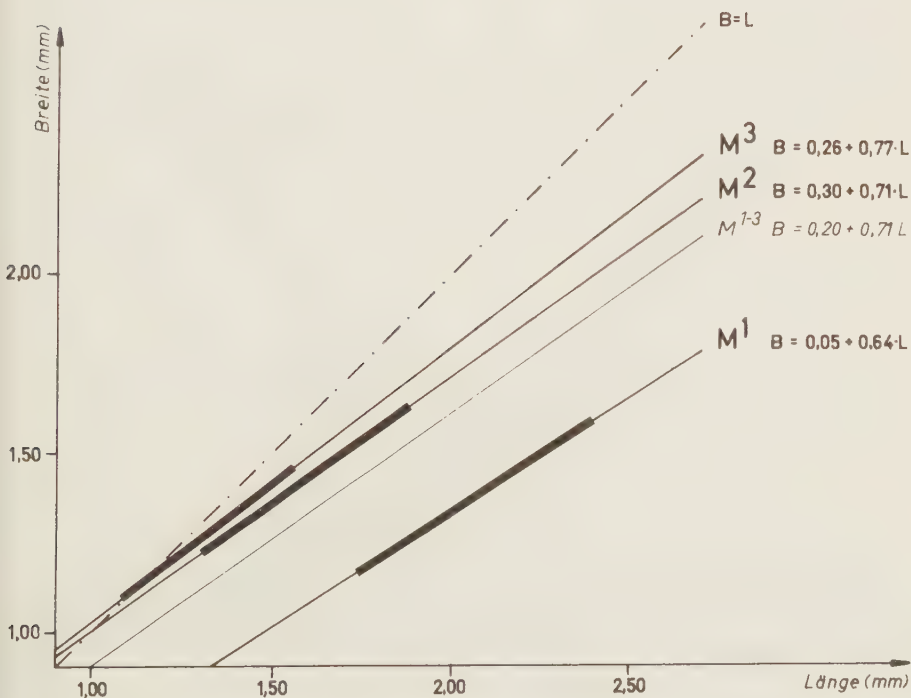


Abb. 19: Regressionsgeraden der Oberkiefermolaren von *Eu. praecursor*

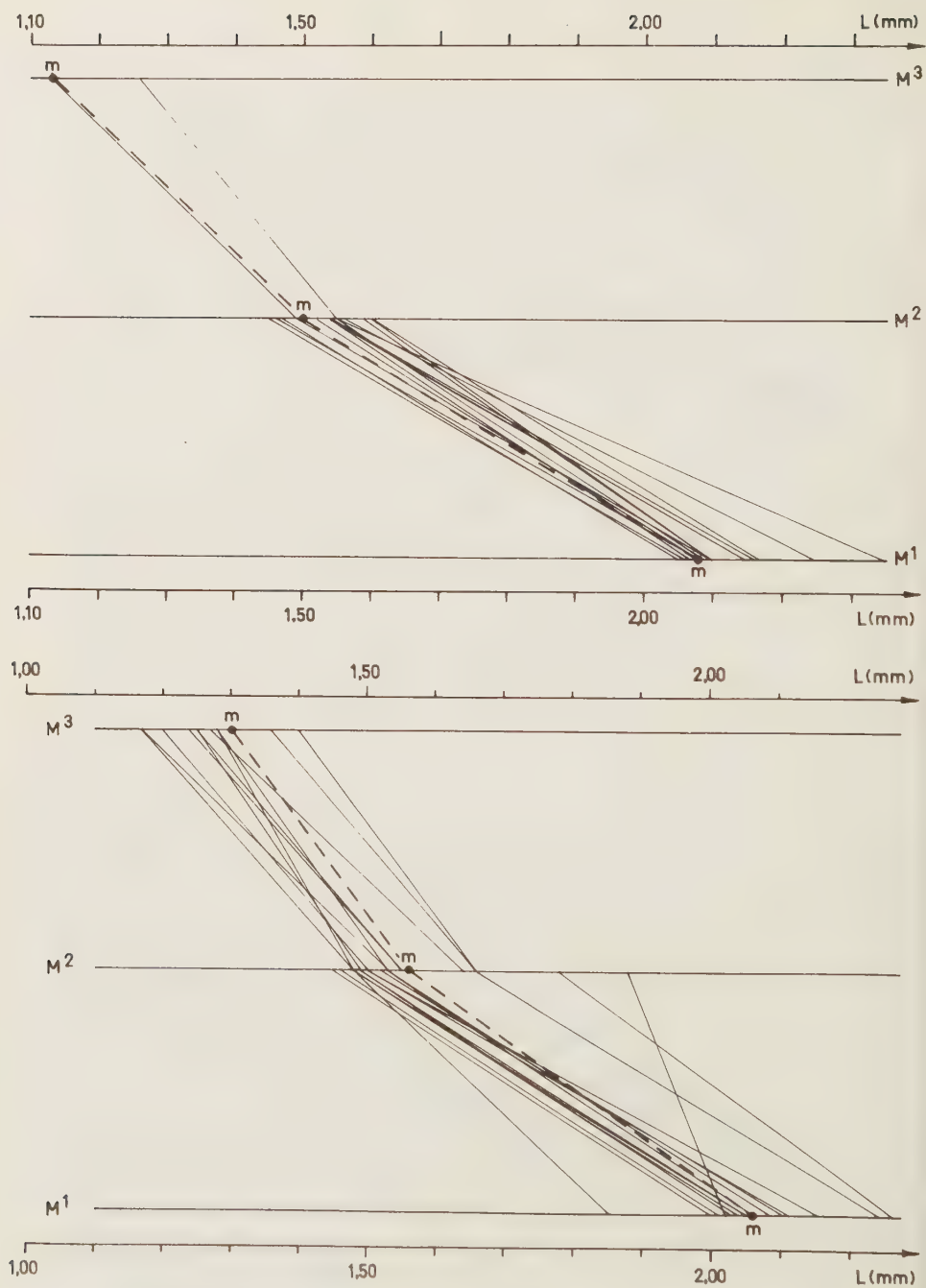


Abb. 20, 21: Vergleich der Zahn­längen der Oberkieferzahnreihen von *Eu. atavus* (oben) und *Eu. praecursor* (unten)

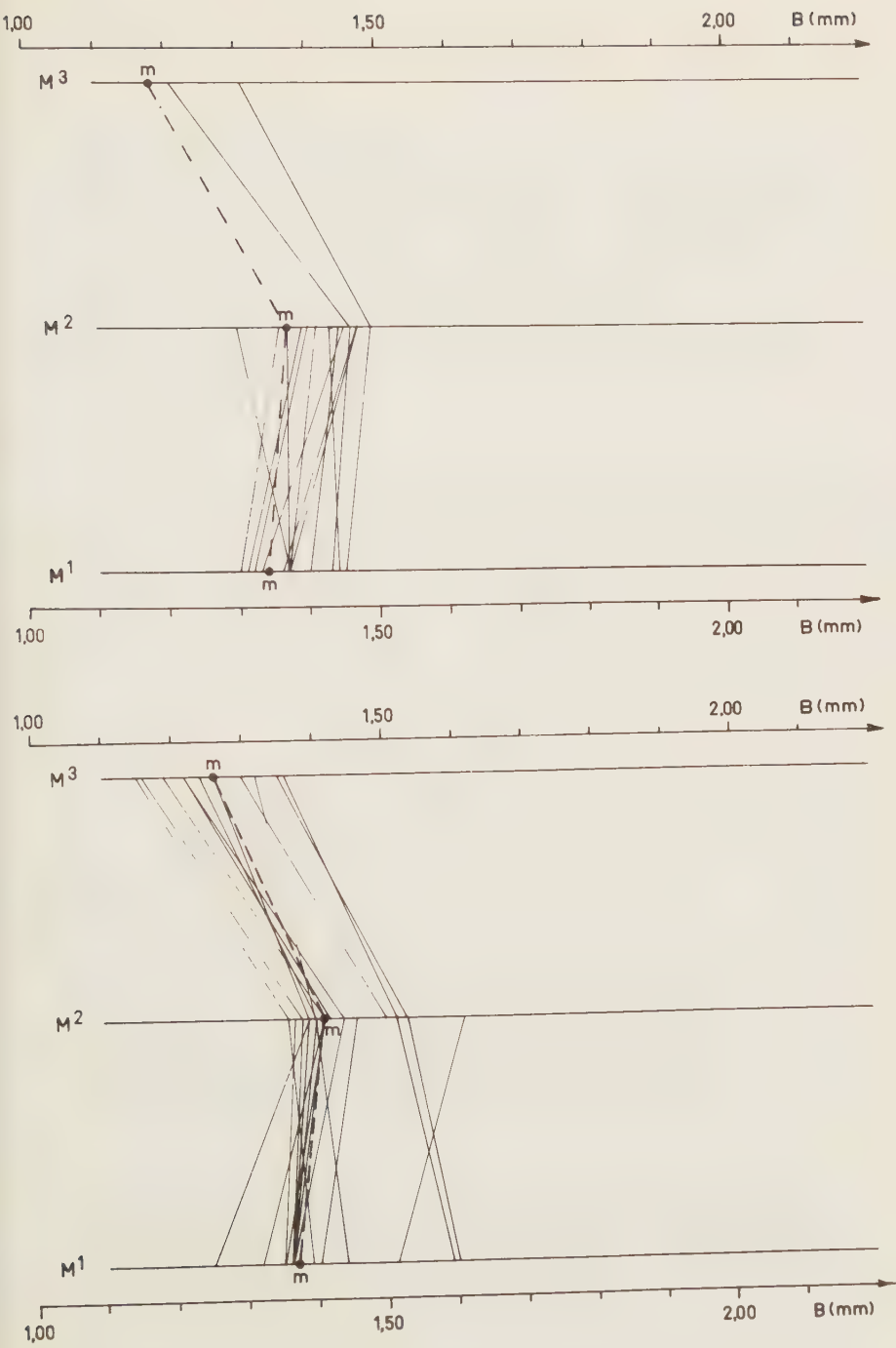


Abb. 22, 23: Vergleich der Zahnbreiten der Oberkieferzahnreihen von *Eu. atavus* (oben) und *Eu. praecursor* (unten).

Wie aufgrund der metrischen Analyse der Einzelzähne nicht anders erwartet, zeigt sich auch hier ein Unterschied zwischen den beiden Populationen, der allerdings nur mit Hilfe der arithmetischen Mittel zu fassen ist.

Auch hier interessierte, ob ein korrelativer Zusammenhang zwischen den Längen- bzw. Breitenwerten innerhalb einer Zahnreihe besteht. Das Ergebnis ist in Abb.24 dargestellt.

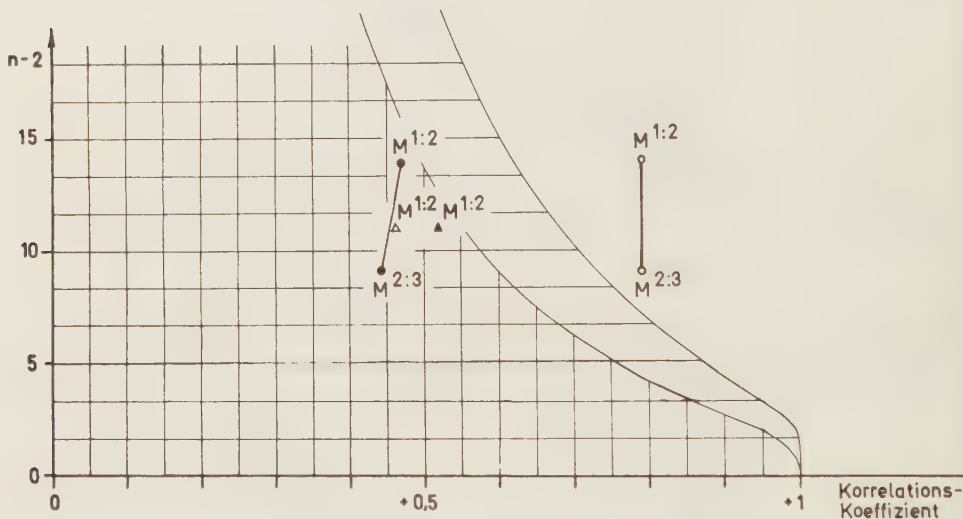


Abb.24: Die Korrelation der Längen- bzw. Breitenwerte innerhalb der Oberkieferzahnreihen von *Eu.atavus* (Möhren 13) und *Eu.praecursor* (Gaimersheim). Weißer Kreis: Korrelation der Breitenwerte des *Eu.praecursor*; ausgefüllter Kreis: Korrelation der Längenwerte von *Eu.praecursor*; weißes Dreieck: Korrelation der Breitenwerte von *Eu.atavus*; ausgefülltes Dreieck: Korrelation der Längenwerte von *Eu.atavus*.

Es zeigt sich, daß lediglich bei den Breitenwerten der Gaimersheimer Population eine signifikante Korrelation besteht, dort allerdings zwischen allen drei Molartypen und

sogar die 1%-Irrtumswahrscheinlichkeit überschreitend, wobei die Korrelation zwischen den M^1 und M^2 größer ist als die zwischen den M^2 und M^3 . Sowohl die Längenwerte von Gaimersheim, als auch Längen- und Breitenwerte von Möhren 13 weisen keinerlei Signifikanz auf.

2.2. Metrische Analyse der Unterkiefermolaren

2.2.1. Einzelzähne

Bei den Unterkieferzähnen bilden die arithmetischen Mittelwerte eine ähnliche Konfiguration wie bei den Oberkieferzähnen (Abb.25). Alle sind sowohl bezüglich ihrer Längen- wie ihrer Breitenwerte in Gaimersheim größer als in Möhren 13. Wie bei den Oberkiefermolaren wird auch hier

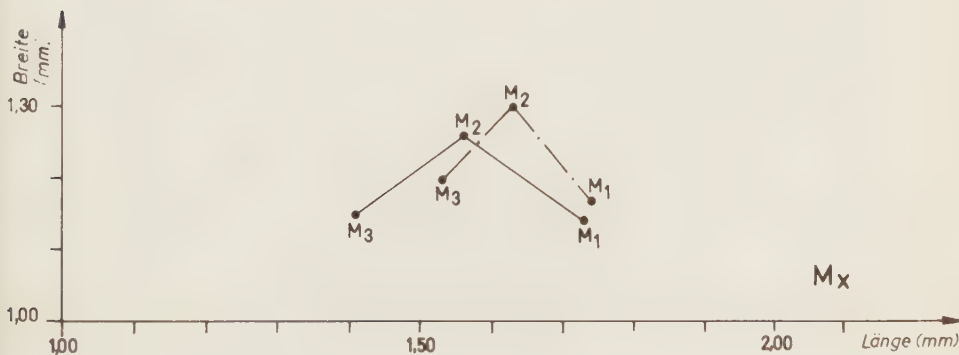


Abb.25: Arithmetische Mittelwerte der Unterkiefermolaren von *Eu.atavus* aus Möhren 13 (durchgezogene Linie) und *Eu.praecursor* aus Gaimersheim (strichpunktier-te Linie).

der Unterschied zu den letzten Molaren hin größer, wobei allerdings der Abstand zwischen dem Längen- bzw. Breitenmittelwert des ersten und letzten Molaren in beiden Loka-

litäten bei den Unterkieferzähnen kleiner ist als bei den Oberkieferzähnen. In Möhren 13 wie in Gaimersheim zeigen die M_1 eine nur wenig geringere Breite als die M_3 , während die M_2 um fast 10% breiter sind.

Die Isoliniendiagramme (Abb.26 - 28) Gaimersheims zeichnen sich ähnlich wie bei den Oberkiefermolaren durch eine relativ große Inhomogenität und Variationsbreite aus. In Möhren 13 dagegen verlaufen die Linien gleicher Punkthäufigkeit relativ konzentrisch und die Variationsbreite ist geringer als in Gaimersheim. Die Unterschiede zwischen beiden Populationen sind jedoch nicht so groß wie bei den Oberkieferzähnen.

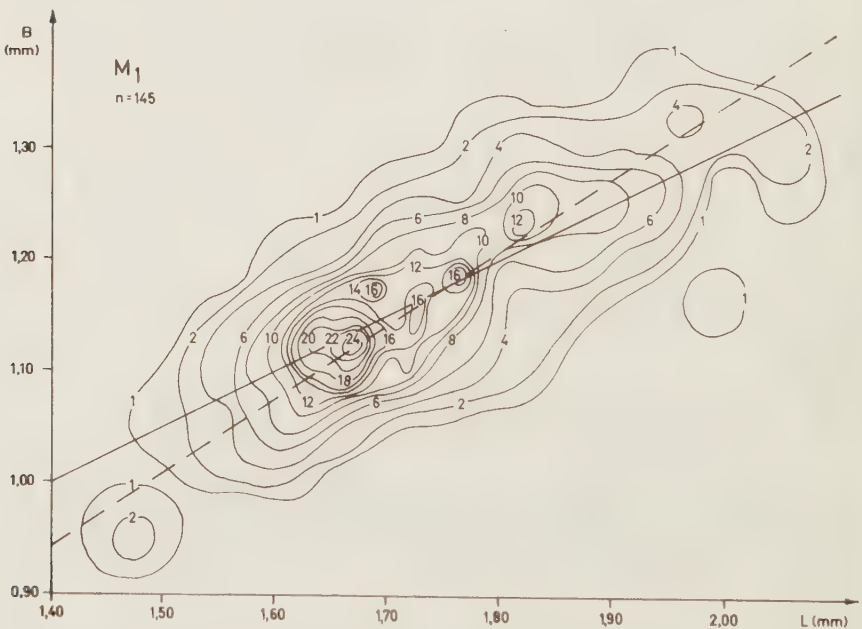


Abb.26a: Isoliniendiagramm der ersten Unterkiefermolaren von *Eu.praecursor*. Gestrichelte Gerade: aus den Mittelwerten konstruierte Regressionsgerade. Durchgezogene Linie: errechnete Regressionsgerade.

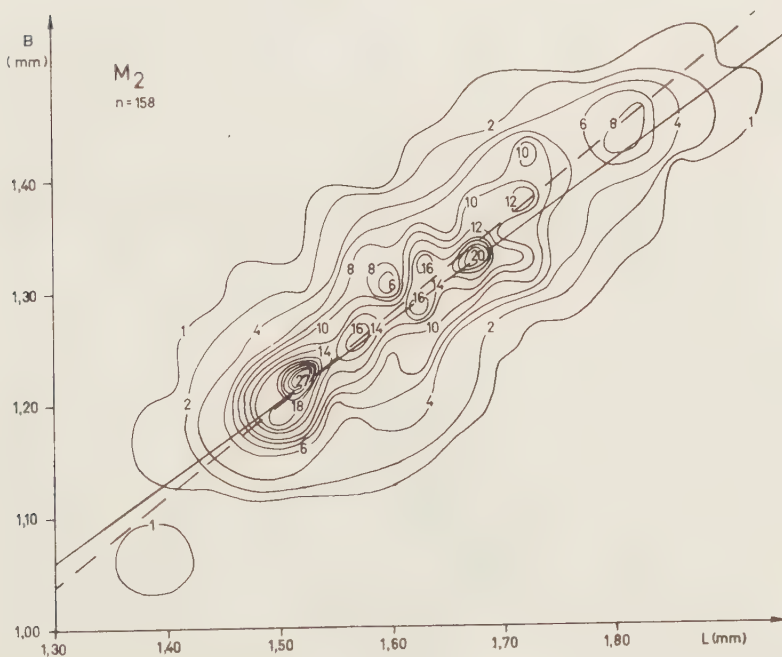
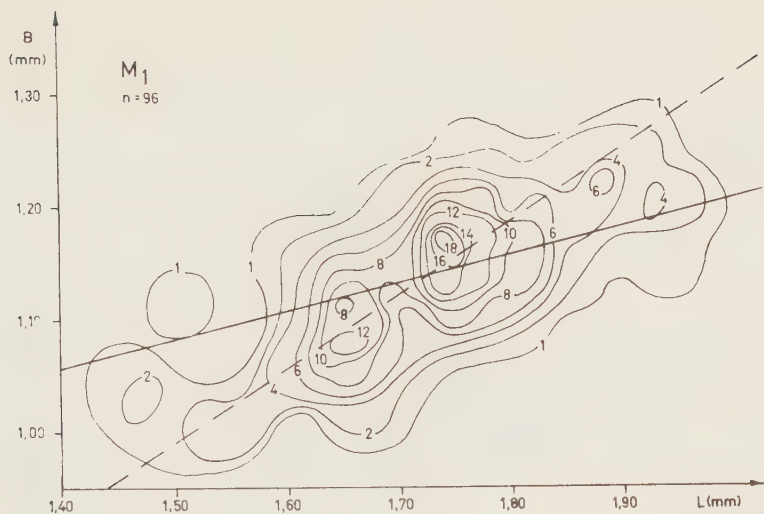


Abb. 26b, 27a: Isoliniendiagramme der ersten Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* aus Möhren 13 (oben) und der zweiten Unterkiefermolaren von *Eu. praecursor* aus Gaimersheim (unten). Gestrichelte Gerade: aus den Mittelwerten konstruierte Regressionsgerade; durchgezogene Gerade: errechnete Regressionsgerade.

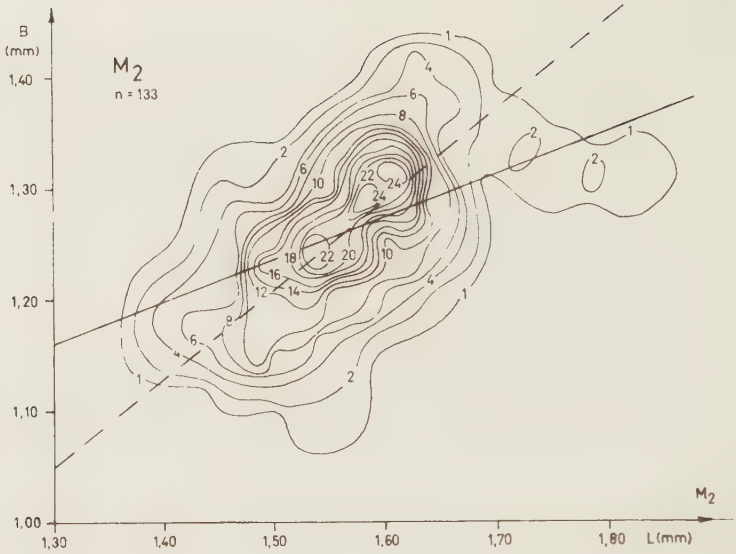
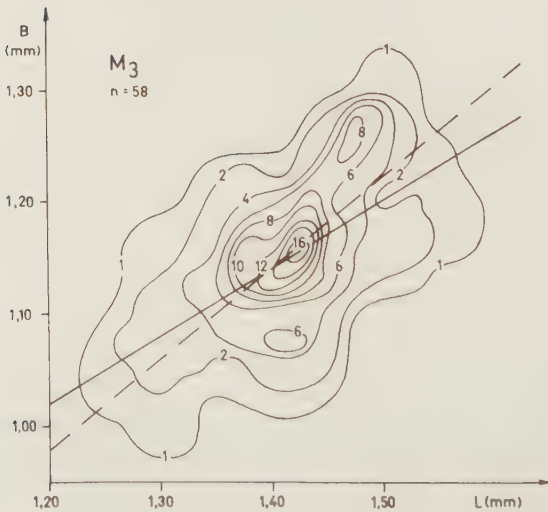


Abb.27b, 28a: Isolinediagramme der zweiten (oben) und dritten (unten) Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* aus Möhren 13. Gestrichelte Gerade: aus den Mittelwerten konstruierte Regressionsgerade. Durchgezogene Gerade: errechnete Regressionsgerade.



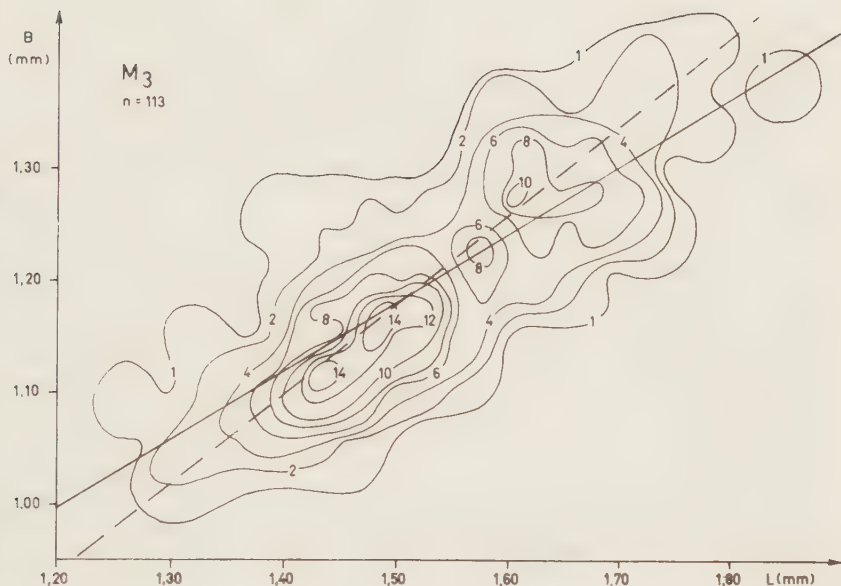
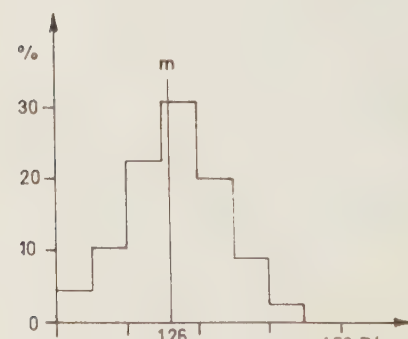
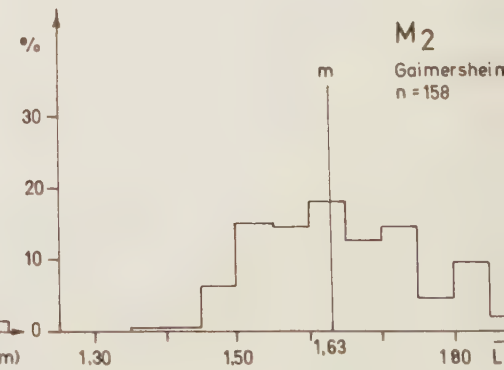
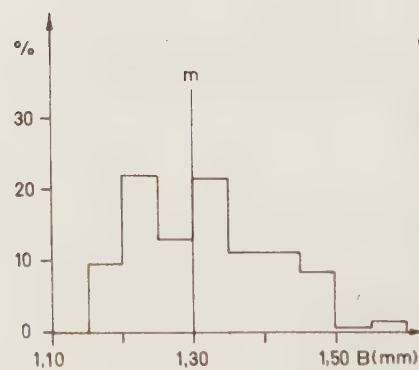
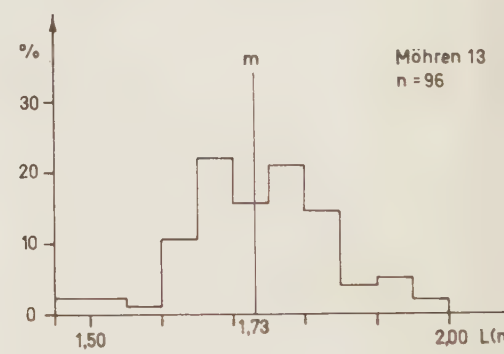
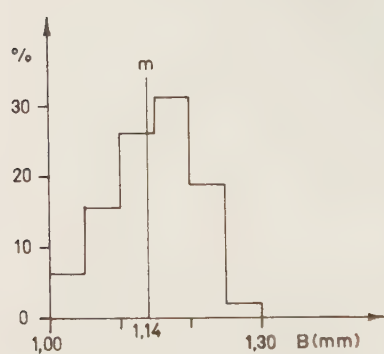
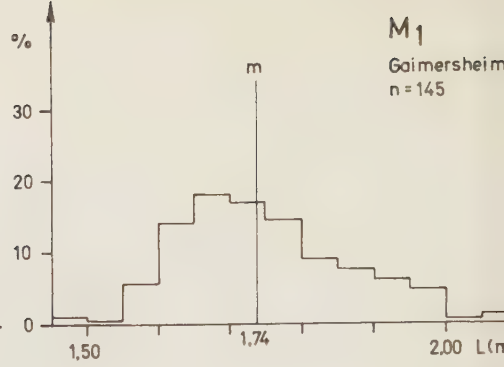
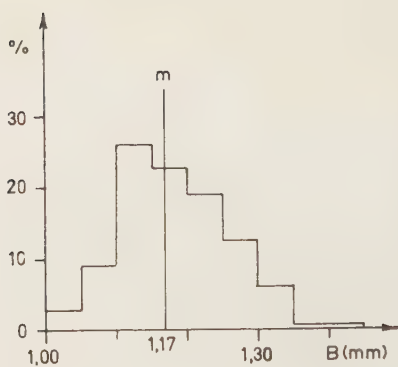


Abb.28b: Isoliniendiagramm der dritten Unterkiefermolaren von *Eu.praecursor* aus Gaimersheim. Gestrichelte Gerade: aus den Mittelwerten konstruierte Regressionsgerade. Durchgezogene Gerade: errechnete Regressionsgerade.

Betrachtet man die Blockdiagramme der Längen- und Breitenwerte (Abb.29 - 31), so ergeben sich - auch bei der Population von Gaimersheim - grundsätzlich Normalverteilungen nach GAUSS, bei denen jedoch bisweilen Nebengipfel angedeutet sind. Während die M_1 in Gaimersheim bei den Längen- und Breitenwerten normale Abstufungen zeigen, fallen bei den entsprechenden Längenwerten der Möhren-13-Population zwei nahe beieinander liegende Gipfel auf. Die Breitenwerte dagegen zeigen Normalverteilung.



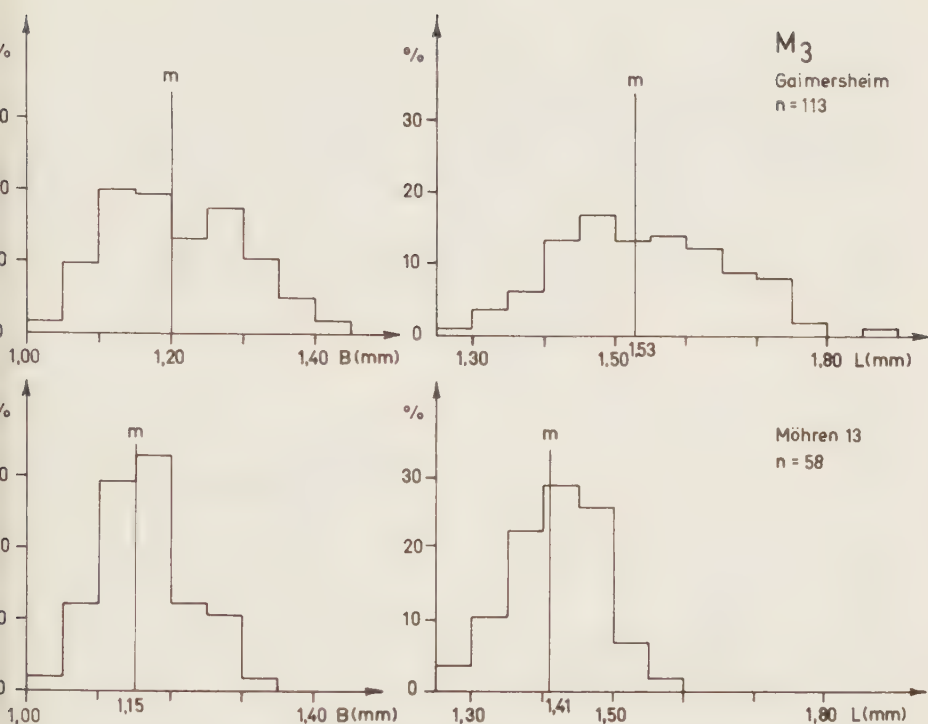


Abb. 29-31: Häufigkeitsverteilungen der Längen- und Breitenwerte von *Eu. atavus* aus Möhren 13 und *Eu. praecursor* aus Gaimersheim. Erste und zweite Unterkiefermolaren s. Vorderseite, dritte Unterkiefermolaren oben.

Bei den zweiten unteren Molaren sind die Werte der Population Gaimersheim durch drei Gipfel bei den Längenwerten und zwei bei den Breitenwerten gekennzeichnet. Die Werte der M₂ von Möhren 13 dagegen weisen Normalverteilung auf ebenso wie die der letzten Molaren. Hier finden sich in

Gaimersheim nur die Breiten eine angedeutete Zweigipfligkeit.

Bezüglich der Standardabweichungen (Abb.32) ergeben sich im Gegensatz zu den Oberkiefermolaren keine ähnlichen Konstellationen. Die Streuungsmaße der Längen- und Breitenwerte sind in Gaimersheim deutlich größer und auch hinsichtlich der Lage der einzelnen Werte zueinander unterscheiden sie sich von der Möhren-13-Population. So liegen in Möhren 13 die extremen Streuungsmaße der Längen um ein

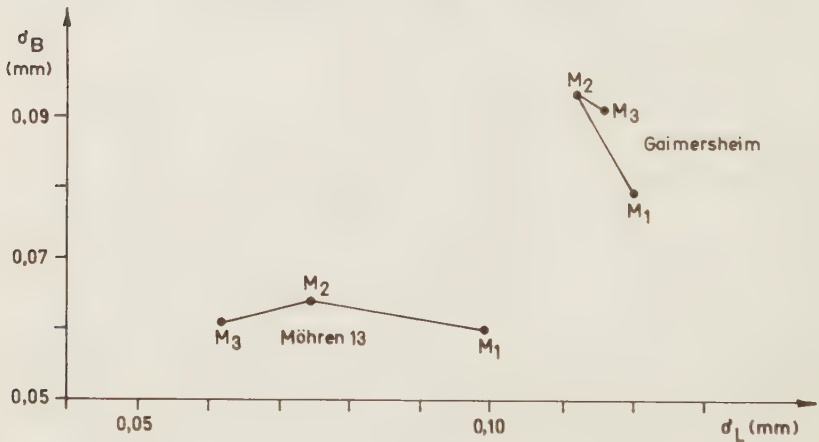


Abb.32: Standardabweichungen der Längen- und Breitenwerte der Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* aus Möhren 13 und *Eu. praecursor* aus Gaimersheim.

Vielfaches weiter auseinander (0,062-0,099) als in Gaimersheim (0,112-0,121), während es sich bei den Breitenwerten gerade umgekehrt verhält: hier streuen die Werte innerhalb einer Zahnreihe in Gaimersheim im Mittel stärker (0,080-0,091) als in Möhren 13 (0,060-0,064). In bei-

den Populationen zeichnen sich die M_1 durch die größte Längen-, aber die geringste Breitenstreuung aus, die M_2 durch die größte Standardabweichung der Breitenwerte; die M_3 liegen bezüglich ihrer Breitenstreuung zwischen den er-

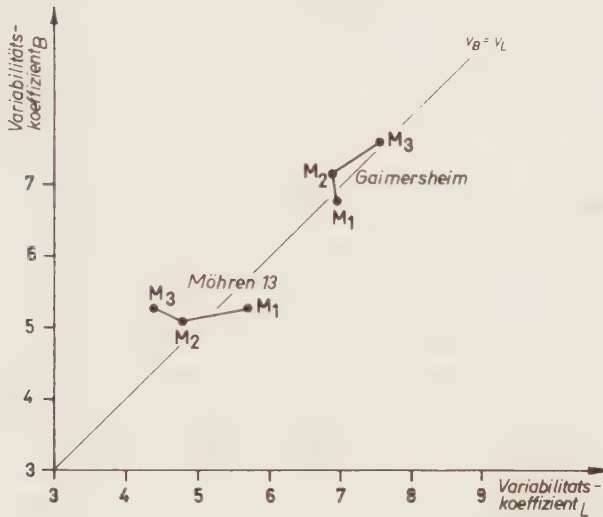


Abb.33: Variabilitätskoeffizienten der Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13) und *Eu. praecursor* (Gaimersheim).

sten und zweiten Unterkiefermolaren. Ein Unterschied zeigt sich nur bezüglich der geringsten Standardabweichung, die in Möhren 13 die letzten, in Gaimersheim die mittleren Molaren aufweisen.

Vergleicht man die Variabilitätskoeffizienten (Abb.33) miteinander, so zeigen sich - wie schon durch die Verhältnisse bei den Streuungsmaßen erwartet - bei Gaimersheim größere Werte. Die Koeffizienten der Breiten von M_2 und M_3 sind in beiden Populationen größer als die der Längen.

Ausnahmen bilden die ersten unteren Molaren, bei denen die Variabilitätskoeffizienten der Längenwerte größer sind. Auch bei den Unterkiefermolaren bewegen sich die Werte innerhalb der Größenordnung, die von SIMPSON, ROE & LEWONTIN (1960) sowie von anderen Autoren als Normalwerte bei Säugetierzähnen angesehen werden können.

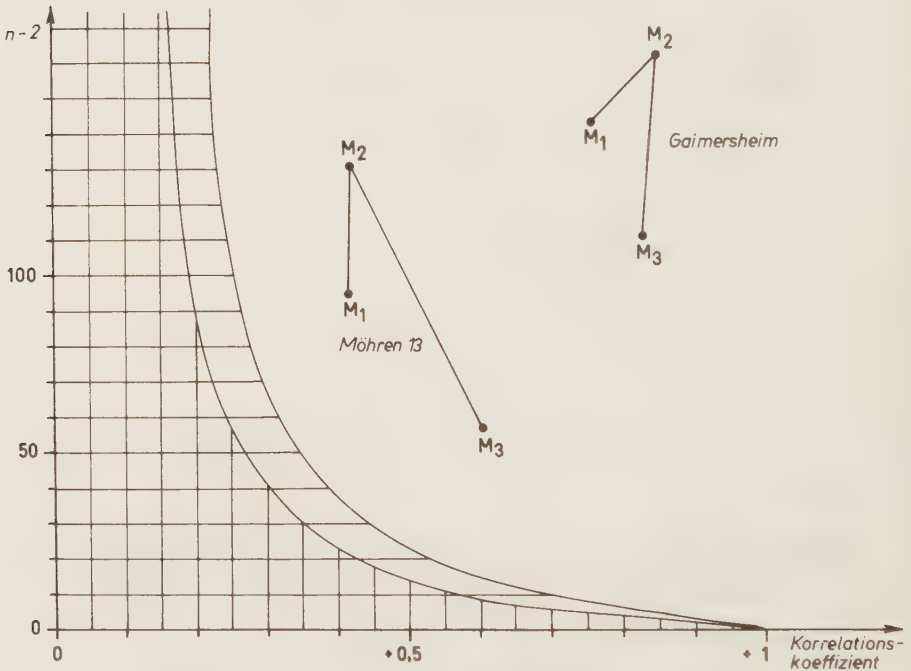


Abb.34: Korrelationskoeffizienten der Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13) und *Eu. praescursor* (Gaimersheim). Die Begrenzungskurve des karierten Feldes kennzeichnet die Signifikanzschwelle bei 5% Irrtumswahrscheinlichkeit, die des schraffierten Feldes die Signifikanzschwelle bei 1% Irrtumswahrscheinlichkeit.

Wie beim Oberkiefer besteht auch eine strenge Korrelation zwischen den Längen und Breiten der Unterkieferzähne.

Auch hier ist die Korrelation bei der Population von Gaimersheim um ein Vielfaches stärker (Abb.34). Vergleicht man die Verhältnisse bei den Korrelationskoeffizienten der Oberkiefer mit denen der Unterkiefer, so zeigt sich, daß die mittlere Korrelationssignifikanz (bei 1% Irrtumswahrscheinlichkeit) bei den Unterkiefermolaren von Möhren 13 etwa viermal so groß ist als bei den Oberkieferzähnen $(0,20:0,05)^+$, während sie bei der Gaimersheimer Population etwa gleich ist $(0,56:0,58)$.

Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß in Möhren 13 die M_3 die größte, die M_1 die geringste Signifikanz aufweisen (Anhang, Tab.2), in Gaimersheim die Korrelation dagegen bei den zweiten Molaren am stärksten und bei den M_1 am schwächsten ist. In beiden Populationen ist die Spanne zwischen den beiden Extrema der Korrelationskoeffizienten im Unterkiefer etwa gleich groß (Möhren 13: 0,11; Gaimersheim: 0,09), jedoch weist sie im Oberkiefer größere Werte auf als im Unterkiefer (Möhren 13: 0,16; Gaimersheim: 0,18).

Die Ausgleichsgeraden der Unterkiefermolaren beider Populationen sind in den Abb.35 und 36 dargestellt. Die Geraden des Materials aus Möhren 13 schneiden die Längen-Achse (M_3) oder die Breiten-Achse (M_1 , M_2), die Geraden des Gaimersheimer Materials nur die Längen-Achse. Ähnlich den Geraden bei den Oberkieferzähnen verlaufen in Möhren 13 die Geraden "flacher" als in Gaimersheim. In beiden Fällen bestätigen sie die vorgenannten Ergebnisse, denenzufolge die M_1 die "schlanksten" (mit dem größten Längen-/Breitenverhältnis), die M_2 die "gedrungensten" (mit dem kleinsten Längen-/Breitenverhältnis) Molaren sind.

⁺Mittelwert der gefundenen Korrelationskoeffizienten minus dem Mittelwert der Signifikanzschwellwerte bei 1% Irrtumswahrscheinlichkeit

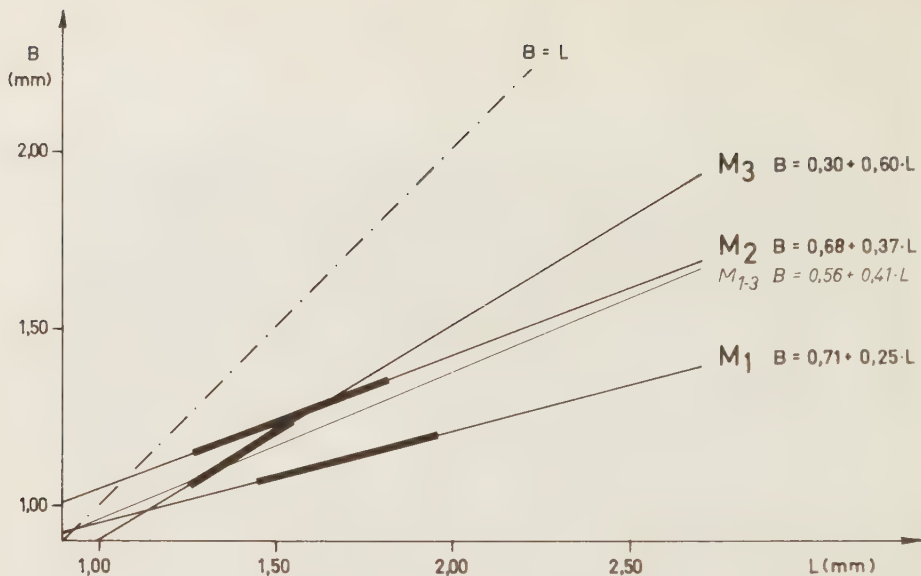


Abb.35: Regressionsgeraden der Unterkiefermolaren von *Eu. atavus*

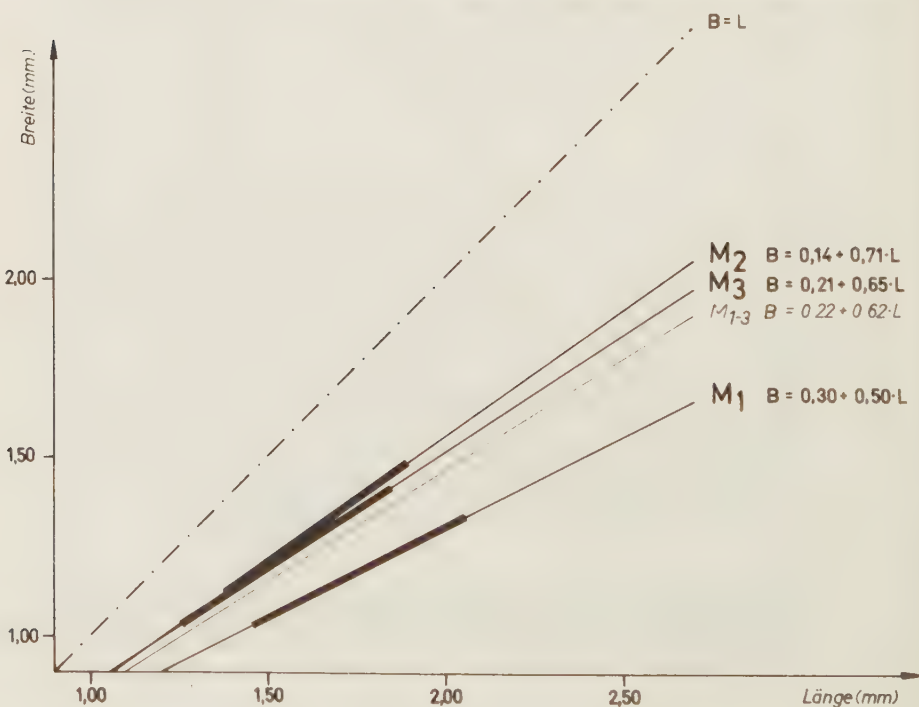


Abb.36: Regressionsgeraden der Unterkiefermolaren von *Eu. praecursor*.

Vergleicht man die gemittelten Geraden der Ober- und Unterkiefermolaren miteinander, fällt die strenge Parallelität der zusammengehörenden Geraden auf, wobei in beiden Populationen die unteren Molaren im Durchschnitt "schlanker" zu bezeichnen sind als die Molaren der Oberkiefer. Weiterhin muß aus dieser Tatsache geschlossen werden, daß die Molaren aus Möhren 13 mit zunehmender Größe "schlanker" werden, während die Molaren aus Gaimersheim durchschnittlich dasselbe Längen-/Breitenverhältnis beibehalten (Abb.37).

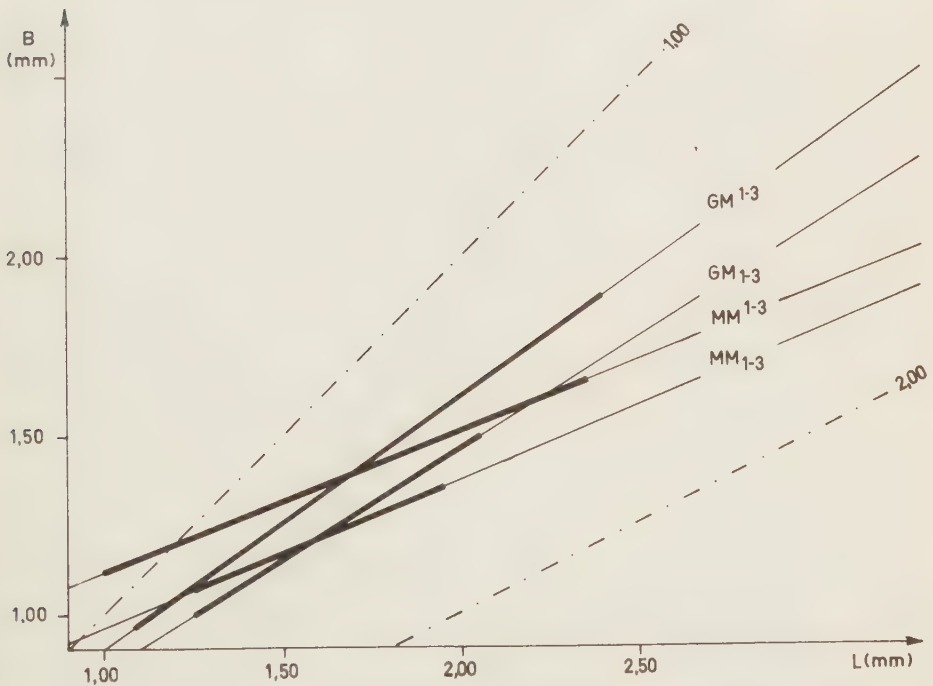


Abb.37: Durchschnittlicher Verlauf der Regressionsgeraden von Unter- und Oberkiefermolaren des *Eu.atavus* (Möhren 13) und des *Eu.praecursor* (Gaimersheim). GM = Gaimersheimer Molaren, MM = Möhren-13-Molaren. Strichpunktierte Linien = Linien gleichen Längen/Breitenverhältnisses. Schwarze Balken = etwaige Variationsbreite der Molaren.

2.2.2. Zahnreihen

Nachdem auch im Unterkiefer vollständige Zahnreihen und solche mit zwei Molaren in nur geringem Maße vorhanden sind, war die Erstellung einer differenzierten metrischen Analyse nicht möglich. Es konnten daher nur grundsätzliche Aussagen gemacht werden.

Die Abb.38 - 41 stellen die Längen- bzw.Breitenwerte der einzelnen Zähne eines Individuums miteinander verbunden dar. Die Breitenwerte weisen eine relativ strengere

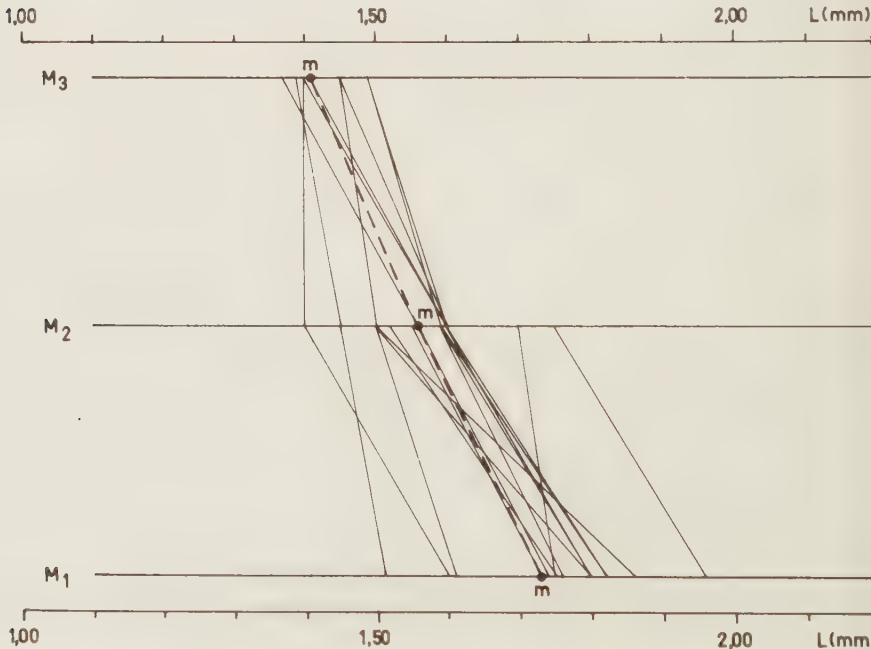
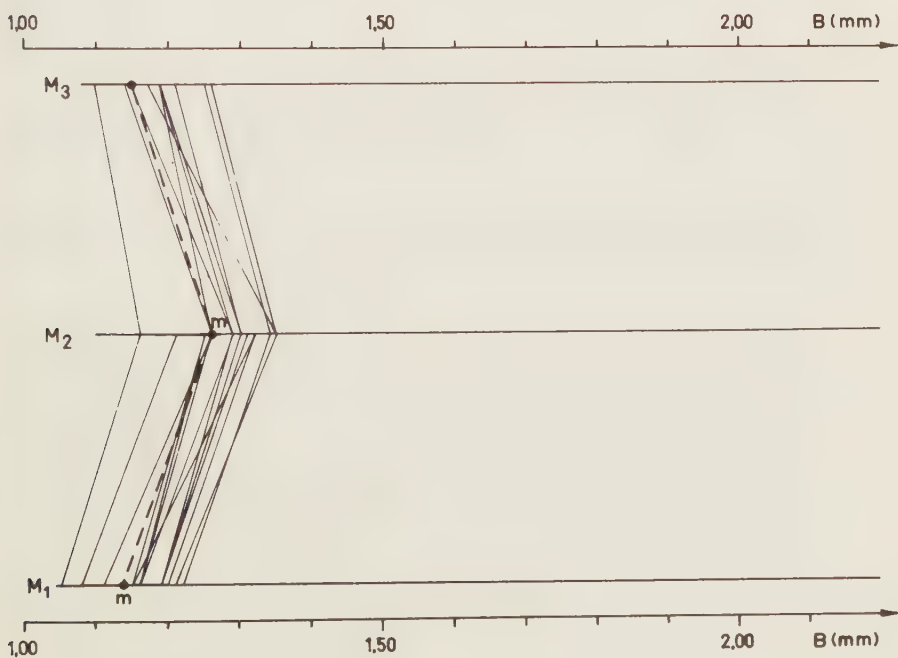
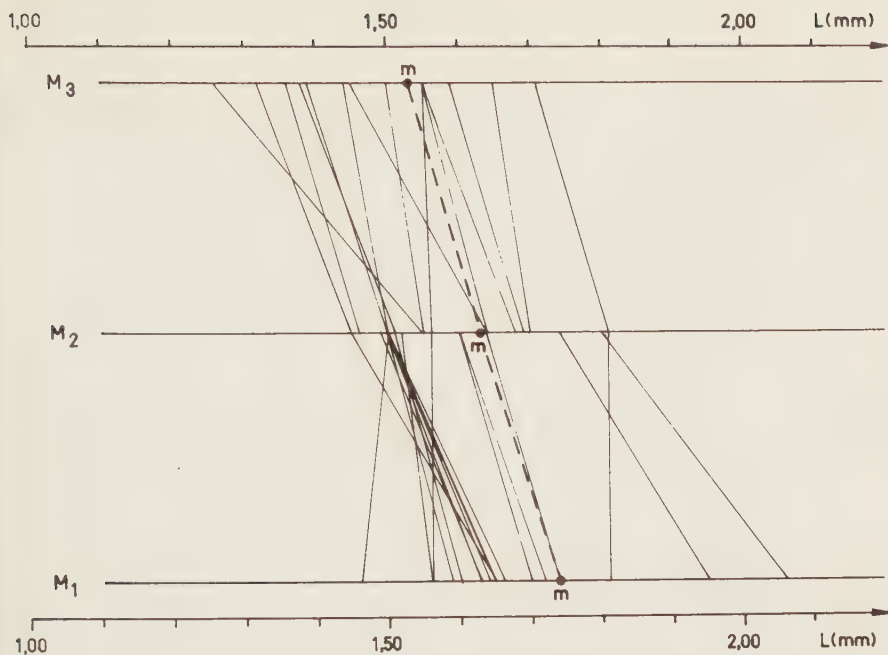


Abb.38: Vergleich der Zahnlangen der Unterkieferzahnreihen von *Eu. atavus* aus Möhren 13.



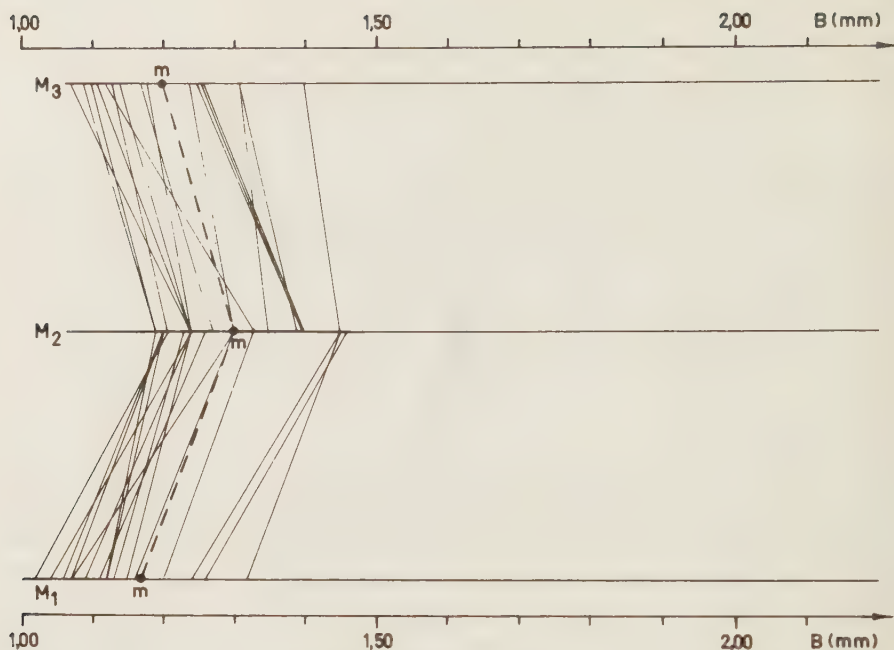


Abb.39, 40: Vergleich der Zahn­längen der Unterkieferzahnreihen von *Eu.praecursor* (Vorseite oben) und der Zahnbreiten der Unterkieferzahnreihen von *Eu.atavus* (Vorseite unten).

Abb.41: Vergleich der Zahnbreiten der Unterkieferzahnreihen von *Eu.praecursor* (oben).

Gleichsinnigkeit des Geradenverlaufs (besonders zwischen M₁ und M₂) auf als die Längenwerte, deren Geraden besonders in der Population von Gaimersheim eine deutliche Inhomogenität erkennen lassen. Trotz des geringen Materialumfanges zeigen sich bei den Zahnreihen die Analyseergebnisse der Einzelzähne hinsichtlich ihrer arithmetischen Mittel bestätigt.

In Abb.42 wurde die Korrelation zwischen den Längen- bzw. Breitenwerten innerhalb der Unterkieferzahnreihen dargestellt. Es läßt sich deutlich die signifikante Korrelation aller Werte des *Eu.praecursor* aus Gaimersheim erkennen. Die Längenwerte der M_2 sind dabei am engsten korreliert und auch die Korrelation der Breitenwerte von M_2 und M_3 erweist sich als größer als die der M_1 und M_2 .

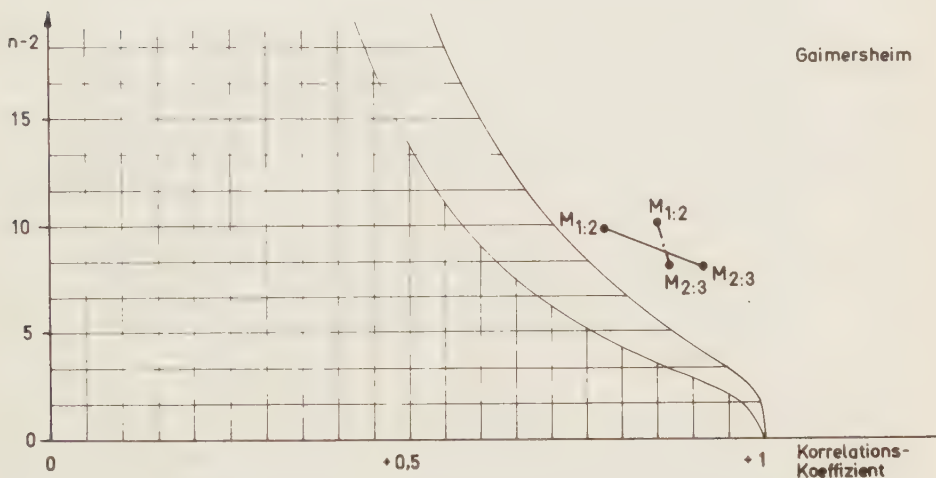


Abb.42a: Die Korrelation der Längen- bzw. Breitenwerte innerhalb der Unterkieferzahnreihen von *Eu.praecursor* (Gaimersheim). Strichpunktierte Gerade: Breitenwerte; ausgezogene Gerade: Längenwerte. Feldbegrenzungskurven s. Abb.17.

Bei der Population von Möhren 13 verhält es sich umgekehrt. Hier zeigen die M_1 und M_2 , sowohl hinsichtlich ihrer Längen, als auch ihrer Breiten, stets einen stark korrelativen Zusammenhang, der stärker ist als zwischen M_2 und M_3 . Die Längenwerte von M_2 und M_3 sind nicht signifikant korreliert, während die Korrelation der Breitenwerte zumindest das Niveau der Irrtumswahrscheinlich-

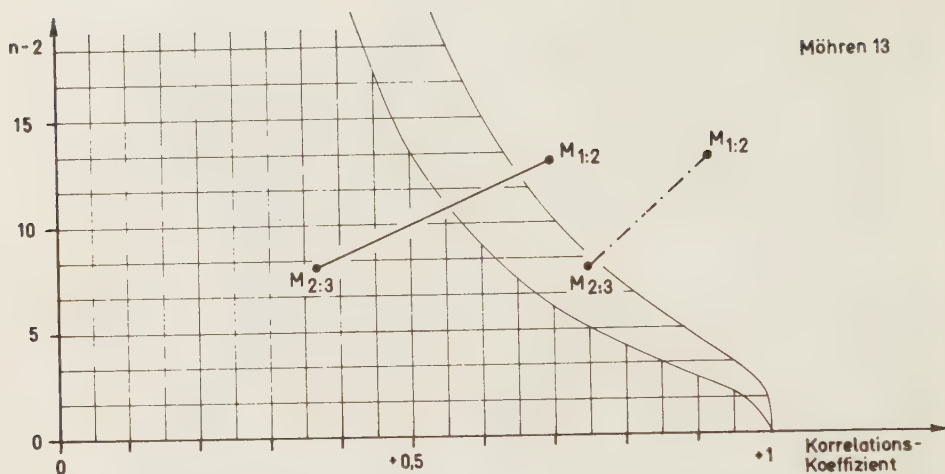


Abb.42b: Die Korrelation der Längen- bzw. Breitenwerte innerhalb der Unterkieferzahnreihen von *Eu. atavus* aus Möhren 13. Strichpunktierte Gerade: Breitenwerte; ausgezogene Gerade: Längenwerte. Feldbegrenzungskurven s. Abb. 17.

keit von 5% überschreitet, aber noch unter der Signifikanzschwelle des 1%-Niveaus bleibt. Eine Korrelation der Breitenwerte zwischen M_2 und M_3 kann daher nicht als gesichert angesehen werden und müßte anhand eines reicheren Kiefermaterials nochmals überprüft werden. Die Längenwerte der M_2 und M_3 sind nicht signifikant korreliert.

3. Morphologische Analysen

Wie bereits in Kap.1.6.3. erläutert, wurde der Eucricetodonmolar in vier hypothetische, von vorne nach hinten aufeinanderfolgende Merkmalsklassen gegliedert, für die sich je nach morphologischer Variationsbreite der Klasse eine unterschiedliche Anzahl von Merkmalstypen festlegen ließ.

Obwohl im allgemeinen mehr die Merkmalskombinationen innerhalb eines Zahntyps interessieren, wurde diesem Aspekt nur im Anhang (Tafeln I-VI) Rechnung getragen. Stattdessen wurde versucht, eine Aussage über die Variationsbreite einer Merkmalsklasse innerhalb der Zahnreihe zu treffen und deren Abwandlung vom ersten zum letzten Molaren zu beschreiben, sowie die Populationen der beiden Fundstellen diesbezüglich miteinander zu vergleichen.

Hierbei zeigt i.a. der Eu.praecursor aus Gaimersheim - ebenso wie bei der metrischen Analyse - eine größere Variation als Eu.atavus aus Möhren 13.

Der bei den Oberkieferzähnen jeweils nur als Einzelexemplar vorkommende Eu.uncertus (Gaimersheim) wurde nur der Vollständigkeit halber mit in die Morphoanalyse einbezogen. Ihm kommt, zumindest was die Oberkieferzähne betrifft, keine statistische Aussagefähigkeit zu.

Während bei der Darstellung quantitativer Merkmale die Anordnung von Klassen stets nach steigenden (oder fallenden) Meßwerten erfolgen kann, müssen für die morphologischen Untersuchungen andere Anordnungskriterien gefunden werden. Grundsätzlich können innerhalb der morphologischen Merkmalsklassen zwei verschiedene Arten unterschieden werden:

- (a) Klassen, deren Merkmalstypen sich zwanglos in eine logische Reihenfolge bringen lassen.

Ein Beispiel dafür ist die Merkmalsklasse B der Oberkiefermolaren, die den Verlauf des Protohops

beschreibt. Entsprechend der "schrittweisen" Richtungsänderung des Protolophverlaufs von "provers" zu "retrovers" (s.Kap.1.4.) lassen sich die gefundenen Merkmalstypen ohne Schwierigkeiten logisch anordnen.

Zu dieser Ordnungsart sind alle 8- und D-Klassen zu rechnen. Ihr ist die folgende gegenüber zu stellen, die sich auszeichnet durch

- (b) Klassen, deren Merkmalstypen sich nicht (Klasse C) oder nur mit Vorbehalt (Klasse A) logisch aneinanderreihen lassen.

Der Grund dafür könnte sein, daß sich in der Entwicklungsgeschichte der Cricetiden bisher keine deutlichen Umwandlungstendenzen dieser morphologischen Details erkennen ließen (wobei allerdings nach SCHAUB, 1925, die Vorderknospen der ersten Molaren eine Ausnahme bilden).

Es muß dabei jedoch bedacht werden, daß innerhalb der Merkmalsklasse C die Anzahl der Strukturelemente so groß sein kann, daß allein aufgrund dieser Tatsache das Erkennen einer logischen Abfolge von Merkmalstypen erschwert wird.

Dennoch wurde versucht, die Typen der Strukturelemente dieser Merkmalsklassen logisch anzuordnen, wobei jedoch nicht vergessen werden darf, daß dies stets subjektiv erfolgte.

3.1. Morphologische Analyse der Oberkiefermolaren

3.1.1. Morphologische Einzelelemente

3.1.1.1. Die Strukturelemente des Prälobus und ihre Beziehungen zu Paraconus und Protoconus

Die Gestalt und die Strukturelemente des Prälobus variieren - wie aufgrund des größeren Platzangebotes zu erwarten - bei den M¹ besonders stark. Eu. atavus und Eu. praecursor lassen sich statistisch gut unterscheiden, wenngleich es auch Merkmalstypen gibt, die bei beiden Arten zu finden sind (Abb.43, schraffierte Säulen).

Die ersten Oberkiefermolaren von *Eu.praecursor* sind hinsichtlich dieses Merkmals relativ einfach gebaut: so tritt bei keinem Exemplar der caudale Anteroconussporn auf, den bei *Eu.atavus* 77% besitzen und der sich dort bei etwa einem Zehntel der Fälle mit dem Protoconusvorderarm verbindet.

Das linguale Vordercingulum zeigt sich in Gaimersheim in der Mehrzahl der Fälle ungespalten (66%), d.h. es endet vom Anteroconus absteigend, erst transversal, dann caudal verlaufend am Protoconusvorderabhang, ohne irgendwelche Komplikationen aufgewiesen zu haben. *Eu.atavus* sendet an dieser Stelle meist noch einen kurzen Schmelzsporn dem Protoconusvorderarm hangaufwärts entgegen, während das Cingulum weiter bis zur Protoconuslingualseite hin verlängert ist oder sogar fast den Hypoconusvorderabhang erreichen kann.

Das labiale Vordercingulum der M^1 ist relativ kurz und endet auslaufend am Paraconusfuß.

Sonderbildungen zeigen drei Gaimersheimer Exemplare (1952 II 3321, 3322, 3323), die vor dem Anteroconusgipfel eine flache Eindellung aufweisen, sodaß der Eindruck entsteht, vor dem Gipfel befände sich ein schwacher Sekundärgrat, bevor der Anteroconusvorderabhang zur pfeilerartigen Wurzel hin abfällt (Typ 3, 11, 13).

Eine weitere Sonderbildung stellt der geteilte Anteroconusgipfel (Typ 10) des *Eu.praecursor* dar, den 6% der Molaren aufweisen. Eine ähnliche Bildung ist die Anschwellung des lingualen Vordercingulums bei *Eu.atavus* (1972 XI 54), die sich an der Biegung des Cingulums nach hinten befindet (Typ 16).

Das einzige Exemplar des *Eu.incertus* zeigt ein kurzes, am Fuße des Paraconus endigendes labiales Vordercingulum. Das linguale Vordercingulum verläuft erst transversal, um

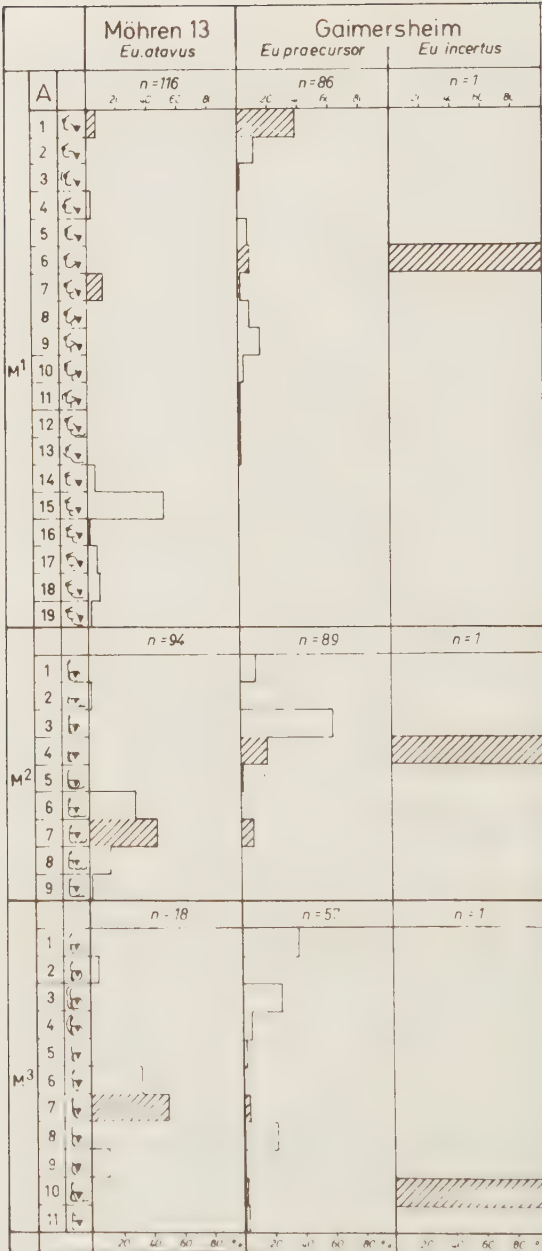


Abb. 43:
Strukturelemente des Prälobus und ihre Beziehungen zu Paraconus und Protoconus bei den Oberkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13), *Eu. praecursor* (Gaimersheim) und *Eu. incertus* (Gaimersheim). Vergleich der Häufigkeitsverteilungen. Schraffierte Merkmalstypen, die bei mehr als einer Art vorkommen.

dann in caudaler Richtung bis zum Protoconusvorderarm hinaufzureichen.

Die zweiten Oberkiefermolaren variieren wesentlich geringer als die ersten. Die Typenanzahl bei *Eu.praecursor* und *Eu.atavus* sind dieselben.

Während bei den M^1 beider Lokalitäten stets labiales und linguales Vordercingulum deutlich ausgebildet sind, kann bei den M^2 von *Eu.praecursor* das linguale Vordercingulum völlig fehlen (Typ 1, 11%) oder stark reduziert sein wie bei *Eu.atavus* (Typ 2, 2%). Häufiger als bei den M^1 (Möhren 13: M^1 12%, M^2 75%; Gaimersheim: M^1 2%, M^2 10%) ist es jedoch bis zum Hypoconusvorderabhang verlängert. Sein Verlauf kann dabei an der Protoconuslingualseite kurz unterbrochen oder nur angedeutet sein. In allen Fällen verliert es von der Einmündungsstelle des Protoconusvorderarms ab sehr schnell an Höhe.

Am labialen Cingulumende läßt sich in den meisten Fällen eine Verdickung erkennen. Wo diese nicht zu finden ist, erreicht das Cingulum den Paraconusvorderabhang, wobei es jedoch nur geringsfügig an Höhe verliert.

Eine weitere Variationsmöglichkeit ergibt sich durch die Breite des lingualen Vorderquertals, das sehr schmal (Typ 5) oder relativ breit (Typ 4, 7, 8, 9) ausgebildet sein kann. Grundsätzlich zeichnen sich die Vertreter des *Eu.atavus* durch ein breites, linguales Vorderquertal, die des *Eu.praecursor* durch ein schmales Lingualtal aus.

Eu.uncertus läßt sich auch bei den zweiten oberen Molaren allein aufgrund der Gestalt der Vordercingula und der vorderen Quertäler nicht von *Eu.praecursor* unterscheiden, da er ebenso strukturiert ist wie 18% der *Eu.praecursor*-Vertreter (Typ 4): das labiale Vordercingulum weist keine Verdickung auf, das linguale reicht bis zum Protoconus-

vorderabhäng und das linguale Vorderquertal ist nicht sehr deutlich ausgeprägt.

Bei den d r i t t e n O b e r k i e f e r m o l a r e n zeigen sich ähnlich geartete Verhältnisse wie bei den M^2 . Die einfachste Form ist hier identisch mit der einfachsten der M^2 . Doch treten vergleichbare Merkmale beider Zahntypen nur bei *Eu.praecursor* auf. Bei *Eu.atavus* lassen sich zwischen den M^2 und M^3 keinerlei Gemeinsamkeiten in der Gestalt der Vordercingula und der vorderen Quertäler erkennen. *Eu.atavus* unterscheidet sich auch hier durch das relativ breitere linguale Vorderquertal (94%) von *Eu.praecursor*, bei dem nur 31% ein deutliches Tal besitzen.

In den meisten Fällen findet sich auch hier am distalen Ende des labialen Vordercingulums eine Verdickung, bei den übrigen läuft das Cingulum zum Paraconusvorderabhäng hin aus, ohne jedoch stark an Höhe zu verlieren.

Das einzige Exemplar des *Eu.uncertus* weist am distalen Ende des labialen Vordercingulums ebenfalls eine Verdickung auf. Das linguale erreicht nach einer kurzen Unterbrechung am Protoconuslingualabhäng den Hypoconusvorderabhäng. Das linguale Vorderquertal ist relativ breit.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Vergleichbare Merkmale existieren nur bei den M^2 und M^3 von *Eu.praecursor*. Die besonderen Verhältnisse des Zahnvorderteils der M^1 lassen eine Korrelation zwischen den Merkmalen der ersten und zweiten (oder dritten) Molaren nicht zu. Im allgemeinen sind jedoch die Vordercingula von *Eu.praecursor* einfacher gestaltet, wobei der Grad der Schlichtheit bei den letzten Molaren am größten ist. Die Gaimersheimer Vertreter variieren hinsichtlich der Merkmalsklasse A stärker als die Vertreter aus Möhren 13. Lediglich aufgrund der Gestaltelemente des Zahnvorderteils läßt sich *Eu.uncertus*

nicht sicher von den beiden anderen Arten unterscheiden, während die Differenzierung zwischen *Eu.praecursor* und *Eu.atavus* statistisch gesehen möglich ist.

3.1.1.2. Die Verbindungen und Konstellationen von Paraconus und Protoconus

Bei den beiden vorliegenden Materialien lassen sich alle Stadien der "Umwandlung" der Vorjochkante (Protoloph) von der Vorwärts- zur Rückwärtsrichtung erkennen.

Bei den ersten Oberkiefermolaren von *Eu.atavus* liegen sich dabei in allen Fällen der Paraconus und der Protoconus auf der (die Längsachse rechtwinkelig schneidenden) Querachse gegenüber, während bei 90% der Vertreter von *Eu.praecursor* der Paraconus in Relation zum Protoconus nach hinten verschoben erscheint. Im Unterschied zu den Verhältnissen beim *Prälobus* der M¹ variiert *Eu.atavus* hinsichtlich der Konstellationen und Verbindungen von Paraconus und Protoconus wesentlich stärker. Bei ihm finden sich alle oben genannten Übergangsstadien zwischen dem vorwärts und dem rückwärts verlaufenden Protoloph, wobei auch hier schon das "neue" (retrovers verlaufende) Vorjoch vorherrscht (76%). Der durch die diagonale Anordnung der Vorderhügel bedingte, transversal-retroverse Verlauf des Protolophs von *Eu.praecursor* ist bei *Eu.atavus* nicht zu finden (Abb.44).

Bei *Eu.praecursor* dominiert der Merkmalstyp 11 (50%), der sich durch einen transversal verlaufenden Protoloph auszeichnet, der am Hinterende des Protoconushalbmondes inseriert. Fast ebenso häufig (40%) tritt ein noch weiter hinten mündendes Vorjoch auf, das ebenfalls transversal verläuft. Auch der dritthäufigste Merkmalstyp (Typ 6) zeichnet sich durch transversalen Verlauf aus. Hier mündet

der Protoloph etwa in der Mitte des Protoconushalbmondes. Eine Ausnahme hinsichtlich des Gratverlaufs bildet nur ein Exemplar des *Eu.praecursor* (1952 II 3328). Dort mündet der Protoloph bogig geschwungen im Protoconushinterarm.

Der einzige Vertreter des *Eu.incertus* gehört demselben Merkmalstyp an wie die zweithäufigste Gruppe des *Eu.praecursor*. Die beiden Vorderhügel sind diagonal gegeneinander verschoben. Der Protoloph mündet transversal verlaufend relativ weit hinten am Protoconushinterarm. Der Protoconushinterarm steigt jedoch nicht so stark zur Insertionsstelle des Protolophs hinab, wie das bei den Gaimersheimer *praecursor*-Vertretern der Fall ist. Auch der Protoloph verliert zum Protoconushinterarm hin weniger an Höhe als das bei *Eu.praecursor* der Fall ist, sodaß der Grat zierlicher und schärfer modelliert erscheint.

Auch bei den zweiten Oberkiefermolaren zeigt die Gratverbindung zwischen Para- und Protoconus bei den Vertretern des *Eu.atavus* eine größere Variationsbreite (größere Typenanzahl) als dies bei den Strukturelementen des Zahnvorderteils der Fall ist, wenngleich auch die Typenanzahl etwas geringer ist als bei den M^1 . Diesen Gegebenheiten konträr verhalten sich dagegen die Vertreter des *Eu.praecursor*. Dort variieren die M^2 im vorderen Zahnteil weniger als hinsichtlich ihres Protolophverlaufs, die M^1 dagegen stärker. Auch im Vergleich mit dem Protoloph der M^1 weisen die M^2 eine größere Variationsbreite auf.

Ebenso wie bei den ersten Molaren finden sich in beiden Lokalitten alle bergnge vom rckwrts zum vorwrts gerichteten Vorjoch (Protoloph).

Die Verteilung der Typenhufigkeiten ergeben fr *Eu.atavus*

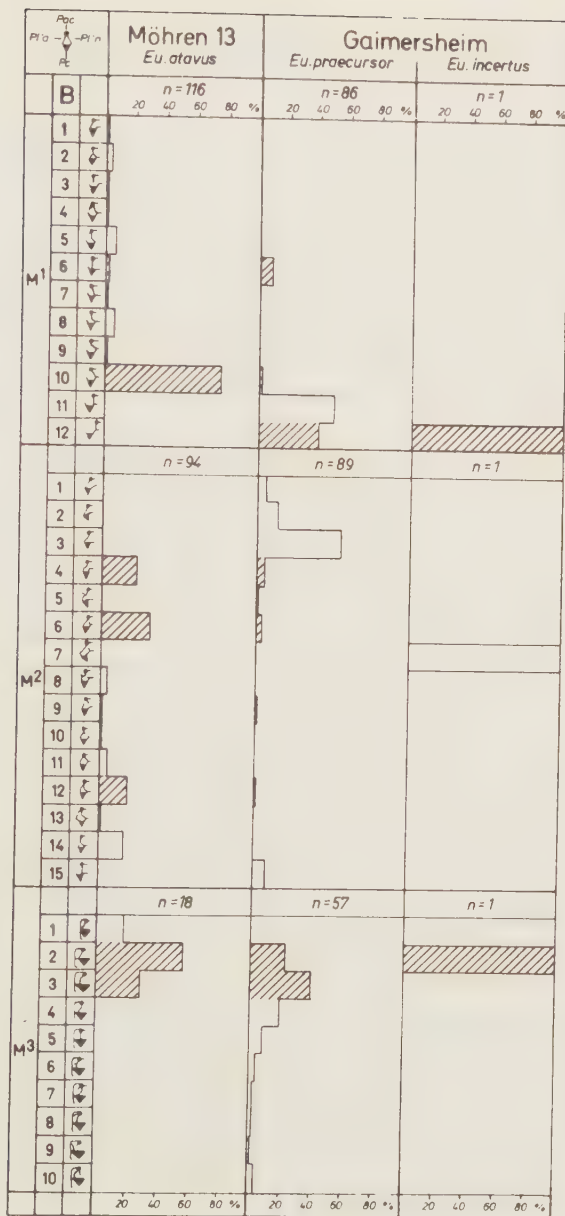


Abb. 44:
Verbindungen und Konstellationen von Paraconus und Protoconus bei den Oberkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13), *Eu. praecursor* (Gaimersheim) und *Eu. incertus* (Gaimersheim). Vergleich der Häufigkeitsverteilungen. Schraffiert: Merkmalstypen, die bei mehr als einer Art vorkommen.

statistisch gesehen einen "moderneren" Habitus als für *Eu.praecursor*: Rein provers verlaufende Vorjochs sind nicht zu erkennen. Der am häufigsten vertretene Typ 6 zeichnet sich durch einen Protoloph aus, der vom Paraconus ausgehend ein kurzes Stück transversal verläuft, um dann in die proverse Richtung umzuschwenken. Diesem Protoloph wird vom Protoconushinterarm ausgehend ein Sporn entgegengeschickt (31%). Bei *Eu.atavus* sind bei den M^2 auch die "modernsten" Typen (bei denen das Vorjoch im oberen Teil zwar noch transversal läuft, aber bereits im Protoconushinterarm mündet) mit insgesamt 40% Typenhäufigkeit gut belegt (Typ 11-14).

Die M^2 des *Eu.praecursor* dagegen erscheinen hinsichtlich ihres Protolophs im großen und ganzen etwas "altertümlicher" gestaltet. Fast nach GAUSS verteilt, läßt sich eine Häufung bei den "altertümlichen" Merkmalen erkennen (Typ 1-6), der die "Außenseiter" des "modernen" Typs 15 gegenüberstehen. Diesem Typ gehören die Individuen mit dem transversal verlaufenden Protoloph an, der am Protoconushinterarm inseriert, während sich das Gros durch einen in der Vorderspitze des Protoconushalbmondes mündenden Protoloph auszeichnet, der einen unterschiedlichen Verlauf nehmen kann. Der am häufigsten belegte Merkmalstyp 3 wird durch ein Vorjoch gekennzeichnet, das im oberen Teil ein kurzes Stück transversal, dann aber provers verläuft. Diesem Merkmalstyp gehören 56% aller Vertreter des *Eu.praecursor* an.

Das einzige Exemplar des *Eu.incertus* gehört einem Merkmalstyp (7) an, der sowohl bei *Eu.atavus*, als auch bei *Eu.praecursor* keine Vertreter hat. Die Vorderhügel liegen sich auf der Querachse gegenüber. Der Protoloph ist stark vorwärts gebogen und mündet relativ weit vorne am Protoconusvorderarm. Obwohl sich jegliche Tendenz zu retroversen Verlauf vermissen läßt, sendet der Protoconushinter-

arm dem Paraconusgipfel einen deutlichen Schmelzsporn entgegen.

Die d r i t t e n O b e r k i e f e r m o l a r e n weisen hinsichtlich der Drehung des Protolophs von der Vorwärts- zur Rückwärtsrichtung ähnliche Verhältnisse auf wie die M^1 und M^2 . Allerdings sind weder bei *Eu.atavus*, noch bei *Eu.praecursor* Exemplare zu finden, bei denen die Drehung vollkommen abgeschlossen ist, d.h. bei denen der Protoloph im Protoconushinterarm mündet. Der "modernste" Merkmalstyp 10 beinhaltet Individuen, deren Protoloph vom Paraconus ausgehend retrovers verläuft, den Protoconushinterarm jedoch nicht erreicht, während der Rest des "alten" Vorjochs sich bereits vom Paraconusgipfel gelöst hat. *Eu.atavus* zeigt bei den M^3 - ebenso wie das bei den M^1 der Fall war - einen geringfügig "altertümlicheren" Habitus als *Eu.praecursor*. Bei der Mehrzahl der Molaren mündet der Protoloph nach stark proversem Verlauf an der Vorderspitze des Protoconushalbmondes (Typ 2, 55%). Mit 28% Häufigkeit folgt diesem Typ der Typ 3, bei dem das Vorjoch in seinem oberen Teil noch vorwärts gerichtet ist, dann aber nach transversalem Verlauf etwas vor dem Protoconusgipfel mündet. Diesem Typ gehört auch das Gros der Gaimersheimer Vertreter des *Eu.praecursor* an (39%). Ebenfalls relativ häufig (17%) vertreten ist der dritte und letzte Merkmalstyp (Typ 1) des *Eu.atavus*. Dieser stellt die "altertümlichste" Variante des Protolophs bei den M^3 und allgemein auch bei allen Oberkiefermolaren dar. Das Vorjoch ist dort sehr ausgeprägt provers und mündet gemeinsam mit dem Protoconusvorderarm im Vordercingulum. Mit diesen drei Merkmalstypen weisen die M^3 des *Eu.atavus* die geringste Variationsbreite aller Merkmalsklassen der Oberkiefermolaren auf.

Eu.praecursor streut dagegen hinsichtlich der Merkmalsklasse B bei den M^3 dreimal so stark wie Eu.atavus. Neben den schon oben erwähnten Merkmalstypen (2, 3) finden sich weitere sieben. Die dem Typenmaximum (Typ 3) folgenden beiden Typen (Typ 4, 5) führen dabei die "Drehung" des Protoloph von der Vorwärts- zur Rückwärtsrichtung weiter fort. Es wird jedoch in keinem Fall die "Drehung" vollständig abgeschlossen. Der diesbezüglich "fortschrittlichste" Merkmalstyp (Typ 5) zeigt einen Protoloph, der transversal verlaufend in der Mitte des Protoconushalbmondes mündet. Scheinbar nicht in die oben genannte "Entwicklungsreihe" einzufügen sind die Merkmalstypen 6-10. Bei ihnen ist eine deutliche Tendenz zur Ausbildung von Verbindungselementen zwischen Protoloph bzw. Paraconus und dem labialen Vordercingulum zu erkennen. Dennoch zeigt sich auch hier eine Loslösung des Protolophs vom Protoconusvorderarm und eine anschließende "Drehung" von der Vorwärts- zur Rückwärtsrichtung. Ein Verbindungsgrat vom Paraconusgipfel zum Protoconushinterarm tritt in keinem der Fälle auf.

Der Protoloph des Eu.incertus ist dem Merkmalstyp 2 zuzurechnen. Diesem gehört auch das Gros (55%) des Eu.atavus und eine Vielzahl (22%) des Eu.praecursor an. Der Protoloph ist vorwärts gerichtet und mündet in der Vorderspitze des Protoconushalbmondes. Die beiden Vorderhügel liegen sich auf der Querachse gegenüber.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Auch hinsichtlich der Merkmalsklasse B zeigt sich die Hypothese SCHAUB's (1925) bestätigt. Während ein retrovers verlaufender Protoloph bei den M^3 sowohl in Möhren 13, als auch in Gaimersheim nicht zu beobachten ist, nimmt sein Vorhandensein zu den M^1 hin in steigendem Maße zu. Die Verteilung der prozen-

tualen Anteile ist in beiden Lokalitäten verschieden. Während die M^2 des *Eu.atavus* dieses Merkmal in 40% der Fälle aufweisen, zeigt der *Eu.praecursor* bei nur 9% der Exemplare einen retrovers verlaufenden Protoloph. Bei den M^1 dagegen ist das Merkmal bei *Eu.atavus* bei 84% der Individuen vertreten, während die Häufigkeit in Gaimersheim 91% beträgt (s.auch Kap.4.2.). Die bei den M^1 des *Eu.praecursor* gefundene diagonale Anordnung der Vorderhügel findet sich bei den hinteren Molaren nicht. Hier stehen sich bei allen Exemplaren Paraconus und Protoconus auf der Querachse gegenüber.

Sonderbildungen stellen die bei *Eu.praecursor* auftretenden Verbindungsstrukturen zwischen Paraconus bzw. Protoloph und labialem Vordercingulum dar.

3.1.1.3. Die Strukturelemente der mittleren Quertäler

Dieser in Abb.45 als Merkmalsklasse C bezeichnete mittlere Teil des Molaren zeichnet sich durch eine besonders große morphologische Variabilität aus (Abb.46). Bei *Eu.atavus* zeigt die Klasse C gemeinsam mit der Klasse B (Verbindungen und Konstellationen von Para- und Protoconus) bei den M^1 die größte morphologische Variabilität. Sowohl bei dem Material von Möhren 13, als auch bei dem von Gaimersheim liegt die Merkmalsklasse C an der Spitze der Variabilität. Nur bei den M^1 des *Eu.praecursor* zeigen die Strukturelemente des Prälobus und ihre Beziehungen zu Para- und Protoconus (Merkmalsklasse A) eine noch größere Anzahl an Merkmalstypen. Wie oben bereits erwähnt, scheinen sich die Typen der Merkmalsklasse C aufgrund der Vielzahl und Formenvielfalt der Strukturelemente nicht logisch ordnen zu lassen. Dennoch wurde versucht, mit Hilfe subjektiver Ordnungskriterien eine logische Reihenfolge zu finden.

Mit Ausnahme der M^1 weist *Eu.praecursor* bezüglich der Strukturelemente der mittleren Quertäler eine größere morphologische Variabilität auf als *Eu.atavus*. Auch hier nimmt bei *Eu.praecursor* in der Zahnreihe nach hinten die Variabilität zu, während sie bei *Eu.atavus* kleiner wird.

Bei den ersten Oberkiefermolaren von *Eu.atavus* zeigt sich im Merkmalstyp 7 ein sehr deutliches Maximum (83%). Dieser Merkmalstyp zeichnet sich durch einen in seinem Hauptteil longitudinal verlaufenden Längsgrat aus, der in seinem hinteren Drittel schräg nach hinten-innen gerichtet im Hypoconusvorderarm mündet. An der Umbiegungsstelle wird zur Labialseite hin ein mittellanger Mesoloph entsendet. Als weitere Strukturelemente sind bei diesem Merkmalstyp der kurze, caudal gerichtete Schmelzsporn des Paraconus, sowie der längere, nach vorne weisende Sporn des Metaconus zu nennen. Da beide in unterschiedlichem Abstand von der Außenseite verlaufen, treffen sie sich nicht.

Die restlichen 17% der Exemplare gehören weiteren neun Merkmalstypen an. Die geringste Anzahl an Strukturelementen findet sich bei Merkmalstyp 1. Hier verläuft der Längsgrat vom Protoconus ausgehend longitudinal nach hinten auf den Hypoconus zu. Er nimmt dabei ständig an Höhe ab und erreicht somit nur den Hypoconusfuß. Dieser Grad der "Alttertümlichkeit" zeigt sich auch in der Ausbildung des Mesolophs, der noch deutlich seine Herkunft vom Hypoconusvorderarm erkennen läßt. Als weiteres Strukturelement findet sich eine durchgehende, wenn auch niedrige Verbindung zwischen Para- und Metaconus, die als dünne Schmelzleiste am labialen Zahnrand entlangzieht. Bei allen anderen Individuen findet sich diese "Urtümlichkeit" nicht.

In allen Fällen ist der Längsgrat gut entwickelt, wenngleich er auch nie die gleichbleibende Höhe wie bei *Eu.*

incertus aufweist. Der Mesoloph kann die Labialseite erreichen und dort in einem Mesostyl endigen (Typ 2, 3). Ist der Mesoloph nur halblang, so kann ihm vom Mesostyl ausgehend ein Sporn entgegengesendet werden (Typ 4). Dieser Mesostylsporn kann fehlen, das Mesostyl jedoch ist in allen Fällen deutlich, wenn auch niedrig und klein. Eine weitere Variante ergibt sich durch das Vorhandensein eines kurzen, dünnen Lingualsporns (Entomesoloph), der an derselben Stelle wie der Mesoloph oder aber weiter vorn am Längsgrat ansetzen kann (Typ 12, 13, 15), oder durch das Vorhandensein eines weiteren kurzen Labialsporns, der sich knapp vor dem kurzen Mesoloph befindet (Typ 16). Eine Sonderform des Längsgrates findet sich in dem mit 5% Häufigkeit an zweiter Stelle stehenden Merkmalstyp 14. Dort ist der Längsgrat in seiner gesamten Länge vom Protoconushinterarm aus nach hinten-innen gerichtet. Rechtwinkelig von diesem Längsgrat abgehend weist je ein kurzer Sporn zur Labial- und zur Lingualseite hin. Auch hier findet sich ein kleiner Mesostyl.

Der am häufigsten auftretende Merkmalstyp des Eu.præcursor (Typ 8) ähnelt im wesentlichen dem mit den meisten Vertretern des Eu.atavus. Der geknickte Verlauf des Längsgrates ist derselbe und auch der Mesoloph ist halblang. Der einzige Unterschied besteht darin, daß bei Eu.præcursor ein deutlicher Mesostyl ausgebildet ist, das nach beiden Seiten hin durch einen dünnen Schmelzgrat mit Paraconus und Metaconus verbunden ist.

Der nächsthäufige Merkmalstyp unterscheidet sich von dem ersteren lediglich durch eine zwischen Mesoloph und Protoconus liegende Verdickung.

Weiterhin finden sich Exemplare (Typ 5), die einen relativ kurzen Mesoloph aufweisen, dem vom Mesostyl ein halblanger

Schmelzsporn entgegengesendet wird (12%). Auch treten Individuen mit einem Mesoloph auf, der die Labialseite in einem Mesostyl erreicht (Typ 3, 6%). Mit nur insgesamt 3% Merkmalshäufigkeit erscheint bei *Eu.praecursor* der linguale Längsgratsporn weniger häufig als bei *Eu.atavus* (Typ 12, 13). Statistisch gesehen lassen sich also die Arten *Eu.atavus* und *Eu.praecursor* durchaus allein hinsichtlich der Merkmalsklasse C voneinander unterscheiden, wenngleich es auch eine Anzahl von Merkmalstypen gibt, von denen sich in beiden Arten Vertreter finden lassen.

Eu.incertus läßt sich ebenfalls gut von den beiden anderen Arten abgrenzen (soweit diese Aussage zulässig ist, da nur ein einziges Exemplar untersucht werden konnte. Der Längsgrat erweist sich als deutlich anders gestaltet als bei *Eu.atavus* und *Eu.praecursor*. Zwar läßt sich hinsichtlich seines Verlaufs kein Unterschied erkennen und auch der Mesoloph ist nicht anders gestaltet, doch während bei *Eu.atavus* und *Eu.praecursor* der Längsgrat vom Hypoconusgipfel zum Protoconus relativ stark an Höhe verliert, ist dies bei *Eu.incertus* nicht der Fall: bei ihm fällt der mauerartige Habitus des Längsgrates auf, der in gleichbleibender Höhe vom Protoconus zum Hypoconus zieht und dessen Abhänge zur Labial- und zur Lingualseite hin sehr viel steiler abfallen. Außerdem erweist sich die Labialseite der mittleren Quertäler als bedeutend einfacher gestaltet. Hier zieht nur vom Paraconusgipfel ein dünner caudaler Schmelzsporn hinab, der lediglich bis zur Mitte des Tales reicht.

Bei den zweiten Oberkiefermolaren von *Eu.atavus* finden sich ähnliche Verhältnisse wie bei den M^1 wieder. Auch hier gehört das Gros einem Merkmalstyp (14) an, wenngleich auch die prozentuale Häufigkeit (69%) nicht so dominierend erscheint wie bei den M^1 . Die-

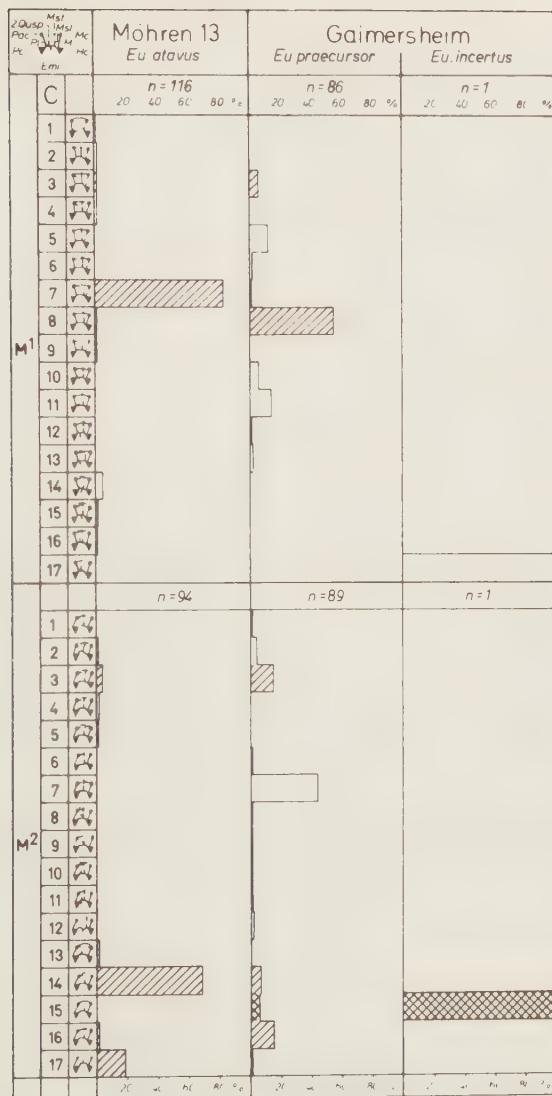


Abb. 45a:
Strukturelemente der
mittleren Quertäler
der Oberkiefermolaren
von *Eu. atavus* (Mohren
13), *Eu. praecursor*
(Gaimersheim) und *Eu.*
incertus (Gaimers-
heim). Vergleich der
Häufigkeitsverteilun-
gen. Schraffiert:
Merkmalstypen, die
bei mehr als einer
Art vorkommen.

ser Merkmalstyp ähn-
elt sehr dem bei den M¹
am häufigsten vertre-
tenen Typ 7. Auch
hier verläuft der
Längsgrat vom Proto-
conus ausgehend lon-
gitudinal nach hin-
ten, wendet dann je-
doch und weist in
seinem letzten Drit-
tel nach hinten-in-
nen. An der Umbiege-
stelle wird ein mit-
tellanger Mesoloph
zur Labialseite hin
entsendet. Der Längs-
grat nimmt zum Hypo-
conus hin stets an
Höhe zu. Der einzige
Unterschied zu dem
Merkmalstyp 7 der M¹
besteht in der Ge-

stalt der Labialseite: bei den M² wird lediglich vom Paraconus-
gipfel ein kurzer Schmelzsporn, der parallel zur Außenkante
verläuft, caudal nach hinten entsendet. Ein - wie bei den M¹ -

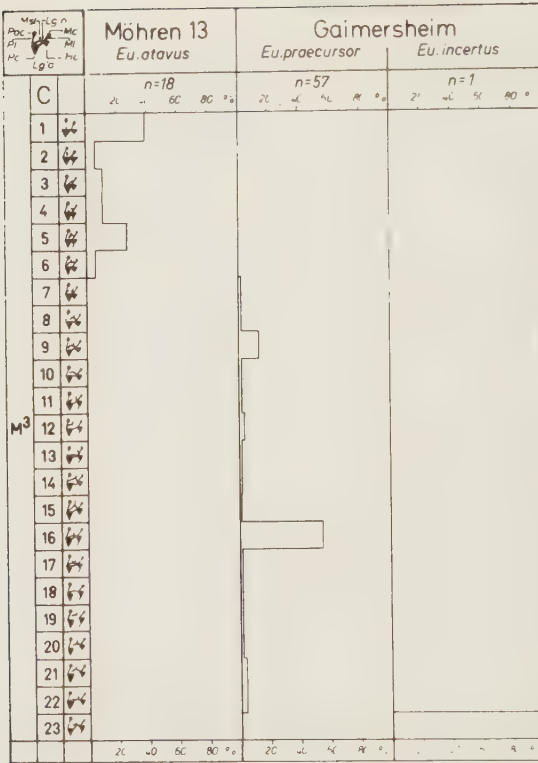


Abb.45b:
Strukturelemente der
mittleren Quertäler
der Oberkiefermola-
ren von *Eu. atavus*
(Möhren 13), *Eu. praecursor* (Gaimersheim)
und *Eu. incertus* (Gaimersheim). Vergleich
der Häufigkeitsver-
teilungen.

vom Metaconus nach vorne weisender Sporn ist nicht zu erken-
nen. Stattdessen findet sich an der Labialseite weiter außer-

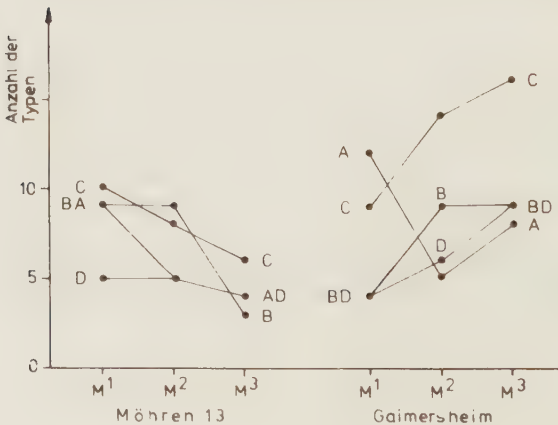


Abb.46:
Morphologische Varia-
bilität der Oberkie-
fermola-
ren von *Eu. ata-
vus* (Möhren 13) und
Eu. praecursor (Gai-
mersheim). Dargestell-
t anhand der Merkmalstypen
jeder Merkmals-
klasse.

halb als der Paraconussporn ein weiteres kurzes, gratförmiges Strukturelement, das jedoch das labiale Mittelquertal nicht vollständig abzusperren vermag.

Der mit 19% am zweithäufigsten auftretende Merkmalstyp 17 unterscheidet sich von dem vorgenannten Typ 14 lediglich darin, daß die Strukturelemente des labialen Zahnrandes fehlen.

Die restlichen 12% der Exemplare gehören hinsichtlich der Strukturelemente der mittleren Quertäler weiteren sechs Merkmalstypen an. Die den beiden vorgenannten ähnlichsten Typen sind die Typen 13 und 16. Typ 13 weist wieder den oben beschriebenen Längsgrat und einen halblangen Mesoloph auf. Der Ausgang des labialen, mittleren Quertals ist jedoch anders strukturiert: Zwei kurze Schmelzsporne ziehen von den beiden Außengipfeln in das Mitteltal hinab, erreichen sich jedoch nicht. Zudem sind die beiden Außenhügel durch ein dünnes, niedriges Schmelzbändchen miteinander bogig verbunden (2%). Der andere Merkmalstyp (Typ 16) ist hinsichtlich Längsgrat und Mesoloph ebenso gestaltet wie die vorgenannten, der caudale Paraconusschmelzsporn endet jedoch in einem kleinen Mesostyl (2%).

Die letzten 8% der zweiten Oberkiefermolaren zeichnen sich durch die Tendenz zur Bildung eines bis zur Labialseite reichenden Mesolophs aus (Typ 2 - 4). Eine Sonderbildung läßt sich noch bei Typ 5 erkennen, wo der nach vorne weisende Schmelzsporn des Metaconus auf den Mesoloph zugebogen ist (1%).

Die meisten Vertreter des *Eu.praecursor* zeigen hinsichtlich des Längsgratverlaufs eine große Ähnlichkeit mit *Eu. atavus*. Auch der Mesoloph ist ebenso lang, jedoch wird diesem von einem Mesostyl ein Sporn entgegengesendet (Typ 7). Dieser Mesostyl ist durch einen dünnen Schmelzgrat mit

dem Metaconusgipfel verbunden, auf der anderen Seite wird ihm vom Paraconusgipfel eine Schmelzrippe entgegengesendet, die ihn jedoch nicht ganz erreicht. Diesem Merkmals-typ gehören 44% aller M^2 des *Eu.praecursor* an.

Ähnlich gestaltet ist der Merkmalstyp 3 (15%), bei dem jedoch keine Verbindung zwischen Metaconus und Mesostyl besteht und bei dem im vorderen Talteil ein weiteres Strukturelement auftritt: ein weit außen gelegener, dünner und kurzer Gart, der vom Mesostyl nach vorne weist, aber mit dem Paraconussporn nicht in Verbindung treten kann, da dieser weiter innen verläuft.

Ebenso häufig finden sich die Merkmale des Typs 16, in dem sich die vom Mesostyl ausgehende Rippe und der Paraconussporn treffen. Ein dem Mesoloph vom Mesostyl entgegengesendeter Sporn ist in diesem Merkmalstyp nicht zu finden.

Weitere Variationsmöglichkeiten in der Gestaltung der mittleren Quertäler ergeben sich in der Verkomplizierung des Mesolophs (Typ 8, 9) oder durch die Ausbildung eines weiteren vor dem Mesoloph den Längsgrat verlassenden Elementes (Typ 10, 11) und das Auftreten eines nach lingual weisenden Grätchens (Typ 11, 12). In allen diesen Fällen ist an der Labialseite ein Mesostyl ausgebildet, das einen mehr oder weniger deutlichen lingual verlaufenden Sporn aufweist.

Trotz aller Gemeinsamkeiten zwischen *Eu.atavus* und *Eu.praecursor* hinsichtlich dieser Merkmalsklasse C erweist sich doch *Eu.atavus* als etwas klarer und einfacher gebaut. Die Tendenz zur Ausbildung eines bis zur Labialseite reichenden Mesolophs besteht in beiden Populationen, ist jedoch bei *Eu.praecursor* bedeutend größer (*praecursor* 69%, *atavus* 7%). Ebenso tritt ein deutlicher Mesostyl in Gaimersheim öfter auf (*praecursor* 84%, *atavus* 7%).

Eu. incertus läßt sich gut von den vorgenannten Arten unterscheiden. Zwar ist hinsichtlich des Längsgratverlaufs und der Länge des Mesolophs kein Unterschied zu bemerken, doch zeigt sich auch hier - wie bei den M^1 - der Längsgrat deutlich höher und steilwandiger, sodaß die Oberkante des Längsgrats in gleichbleibender Höhe eine Verbindung zwischen Protoconus und Hypoconus herstellt. Es finden sich keinerlei Anzeichen eines Mesostyls und auch der caudale Paraconussporn ist nicht so ausgeprägt wie bei den beiden anderen Arten.

Die dritten Oberkiefermolaren von *Eu. atavus* variieren, wie dies auch schon bei den zuvor beschriebenen Merkmalsklassen der Fall war, weniger als die M^1 und M^2 , während die morphologische Variabilität des *Eu. praecursor* i.a. vom ersten zum letzten Molaren zunimmt (Abb. 46). Auch bei diesem Zahntyp zeigt die Variabilität der Merkmalsklasse C die größten Werte.

Bei allen Molaren des *Eu. atavus* besteht ein enger Konnex zwischen dem gut entwickelten Protoconus und dem stark reduzierten Hypoconus. Am häufigsten (39%) findet sich der am "einfachsten" gestaltete Merkmalstyp 1. Das einzige Strukturelement stellt hier ein kurzer, transversal verlaufender Sporn dar, der vom Zentrum des Protoconushalbmondes ausgesendet wird. Noch zu erwähnen ist bei diesem Typ eine Schmelzrippe, die vom Hypoconus nach vorne bis an die Kronenbasis reicht.

Das eben erwähnte einzige Strukturelement des labialen, mittleren Quertals findet sich bei dem Merkmalstyp 2 wieder, wo es sich von dem Protoconushalbmond gelöst hat.

Eine Variante des Typs 1 stellt auch Typ 3 dar, wo dieser Sporn nach bogigem Verlauf mit dem Metaloph verbunden ist.

In eine andere Richtung scheint die "Weiterentwicklung"

des Merkmalstyps 1 gegangen zu sein, wenn man die Abfolge der Typen 1, 4, 5 und 6 betrachtet. In Typ 4 wird dem Protoconussporn vom Metaloph ausgehend ein Grat entgegengesendet, der den Protoconussporn jedoch nicht erreicht (11%). Die Verbindung kommt erst in Typ 5 (27%) zustande. Hier hat sich allerdings der Sporn von dem vorderen Innenhöcker gelöst. In beiden Fällen tritt auch das vom Hypoconus nach vorne ziehende Schmelzband auf. Ähnlich strukturiert ist Typ 6, bei dem der Protoconussporn eine ehemals weiter vorne gelegene Abzweigungsstelle vermuten läßt.

Den wenigen Strukturelementen des *Eu.atavus* steht eine um einiges größere Anzahl bei *Eu.praecursor* gegenüber. Zwar muß bei diesem Vergleich dem unterschiedlichen Umfang des Fundgutes Rechnung getragen werden, dennoch bleibt der Unterschied in der Zahl der Merkmalstypen frappant (*atavus*: 6 Typen; *praecursor*: 16 Typen).

Der am häufigsten erscheinende Merkmalstyp 16 (55%) läßt sich folgendermaßen beschreiben: Anders als bei *Eu.atavus* besteht kein unmittelbarer Konnex zwischen den Innenhügeln, wenngleich auch durch einen dünnen - erst vom Protoconus absteigenden, dann zum Hypoconus hin wieder an Höhe gewinnenden - Grat eine Verbindung zwischen beiden hergestellt wird. Diesem "äußeren" Längsgrat steht ein "innerer" gegenüber, der vom Hypoconus- zum Protoconusvorderende zieht. Dieser "innere" Längsgrat entsendet einen kurzen Mesoloph. Auch bei diesem Merkmalstyp findet sich - wie bei *Eu.atavus* - die vom Hypoconus nach vorne weisende Schmelzrippe wieder.

Am zweithäufigsten tritt der Merkmalstyp 9 (13%) auf, der ähnlich gestaltet ist wie der am häufigsten auftretende Typ 16. Der Hauptunterschied ist darin zu sehen, daß der "innere" Längsgrat die Protoconusvorderspitze nicht er-

reicht. Auch die Hypoconusschmelzrippe fehlt.

Die restlichen 32% der M³ von Eu.praecursor verteilen sich über weitere 14 Merkmalstypen. Bei den Typen 7 - 15 ist die Variation hauptsächlich in der Gestalt des "inneren" Längsgrats begründet, der an verschiedenen Stellen unterbrochen sein kann. Auch die Lage der Entsendungsstelle des Mesolophs und dessen Länge zeigen eine gewisse Variationsmöglichkeit bis hin zum völligen Fehlen des Mesolophs (Typ 10, ?13). In Typ 17 wird von diesem "inneren" Längsgrat ein zweiter labialer Sporn entsendet, der jedoch nicht die Länge des Mesolophs erreicht.

Die Exemplare der Merkmalstypen 18 - 22 lassen sich in eine andere logische Reihenfolge bringen, die der oben genannten gegenübergestellt werden muß. Hier scheint sich sukzessive der "äußere" Längsgrat zurückzubilden, worin man nach SCHAUB (1925) einen "modernen" Zustand zu sehen hat. Die "Merkmalsentwicklung" scheint so vonstatten zu gehen, daß sich die Insertionsstelle des "inneren" Längsgrates immer weiter von der Protoconusvorderspitze zur Protoconushinterspitze verlagert, während sich gleichzeitig der "äußere" Längsgrat am Protoconus beginnend reduziert. Der "modernste" Zustand scheint in Merkmalstyp 22 (4%) verwirklicht zu sein, wo lediglich ein zwischen Paraconus und Protoconus liegender, kleiner Schmelzhügel und ein zweites nach vorne-außen weisendes Querelement auf den ehemaligen "inneren" ("älteren") Längsgrat hinweist.

Einem als noch "moderner" anzusehenden Typ gehört der einzige Vertreter des Eu.incertus an. Hier findet sich auch die "neue", weiter labialwärts gelegene Längsverbindung zwischen Proto- und Hypoconus. Der Mesoloph verläßt den Längsgrat weiter vorne und ist kürzer, ihm wird ein sehr kurzer Mesostylsporn entgegengesendet. Gleichzeitig mit dem Mesoloph verläßt ein weiteres, nach vorne-außen wei-

sendes, kurzes Grätchen den Längsgrat. Auch bei *Eu. incertus* findet sich die vom *Hypoconus*gipfel nach vorne-innen herablaufende Schmelzrippe wieder.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Die M^1 und M^2 lassen keine klaren "Umwandlungstendenzen" der Strukturelemente der mittleren Quertäler erkennen. Eine Reihenfolge kann nur unter sehr subjektiven Gesichtspunkten gebildet werden. Die Verhältnisse bei den letzten Molaren scheinen dagegen Übersichtlicher zu sein. Bei 14% des *Eu. praecursor* ist die Tendenz zur Bildung eines "neuen", weiter labialwärts gelegenen Längsgrats zu erkennen. *Eu. incertus* gehört der SCHAUB'schen Hypothese zufolge dem "modernsten" Merkmalstyp an. Alle drei Zahntypen erlauben die Unterscheidung der drei Arten auch hinsichtlich der Merkmalsklasse C. Diese Klasse variiert bei allen drei Zahntypen in beiden Populationen am stärksten (eine Ausnahme bilden hier nur die M^1 des *Eu. praecursor*).

3.1.1.4. Die Verbindungen und Konstellationen von *Metaconus* und *Hypoconus*

Diese morphologische Merkmalsklasse weist durchschnittlich die geringste Variabilität auf (Abb.46). Wie bei den anderen Merkmalsklassen nimmt bei *Eu. atavus* auch hier die morphologische Variabilität nach hinten in der Zahnreihe ab, während sie bei *Eu. praecursor* ansteigt.

Bei den ersten Oberkiefermolaren gehören die Strukturelemente des hinteren Zahnteils von *Eu. atavus* (Abb.47) fünf Merkmalstypen an, die sich entsprechend der von SCHAUB (1925) festgestellten "Drehung" des Metalophs von der Vor- zur Rückwärtsrichtung anordnen lassen. Es zeigt sich dabei eine nahezu ideale Verteilung nach GAUSS.

Das "einfachste" Merkmal (Typ 1) ist in einer Häufigkeit von 3% vertreten. Es zeigt einen stark nach vorne gerichteten Metaloph, der relativ weit vorne am Hypoconusvorderarm inseriert. Der Posteroloph erreicht den Metaconusgipfel nicht, sodaß das hintere Quertal einen engen Ausgang aufweist.

Die "Drehung" des Metalophs ist bei Merkmalstyp 2 (32%) schon etwas weiter fortgeschritten, dennoch besteht keine direkte Verbindung zwischen den beiden Hinterhügeln, außer durch den Posteroloph.

Das Gros (56%) der M¹ von *Eu. atavus* gehört dem Merkmals-typ 3 an. Dort inseriert das Nachjoch (Metaloph) bereits im Vorderteil des Hypoconushalbmondes. Der Posteroloph verbindet auch hier die beiden hinteren Hügel miteinander, jedoch in einem engeren Bogen als bei dem vorgenannten Typ, sodaß das hintere Quertal schmal erscheint. Die weitere "Drehung" ist hier bereits im oberen Teil des Metalophs dadurch angedeutet, daß der Grat ein kurzes Stück transversal verläuft.

Den nächsten Schritt der "Drehung" repräsentiert der Typ 4, der mit 8% am dritthäufigsten vertreten ist. Der Metaloph verläuft hier rein transversal und mündet in der Mitte des Hypoconushalbmondes. Der Posteroloph schwingt etwas weiter aus als bei Typ 3 und erreicht den Metaconusgipfel nicht.

Um eine Sonderform scheint es sich bei einem Exemplar (1972 XI 47) zu handeln, dessen Metaloph größtenteils transversal auf das Zentrum des Hypoconushalbmondes gerichtet ist, dann aber kurz vor Erreichen des hinteren Innenhöckers nach vorne umschwenkt und longitudinal im Hypoconusvorderarm inseriert.

Auch bei *Eu.praecursor* findet sich der Merkmalstyp 3 am häufigsten (49%). Doch steht hier in der Verteilung der Typ 4 an zweiter Stelle (38%). Der bei *Eu.atavus* am zweithäufigsten zu findende Merkmalstyp 2 ist bei *Eu.praecursor* bei nur 12% der Individuen vertreten. Das "primitivste" Merkmal des *Eu.atavus* findet sich nicht. Demgegenüber tritt in einem Fall (1952 II 3326) ein sehr "moderner" Metaloph auf. Er verläuft in seinem Hauptteil transversal auf das Zentrum des Hypoconushalbmondes zu, um dann nach hinten umzuschwenken und in der Hypoconushinter Spitze zu inserieren. Der Posteroloph dieses Exemplars steigt schnell zum Fuß des Metaconus ab.

Das einzige Exemplar des *Eu. incertus* gehört dem Merkmalstyp 2 an, der - wie oben bereits beschrieben - dadurch gekennzeichnet ist, daß der Metaloph nach proversem Verlauf in der Nähe der Hypoconusvorderspitze inseriert und daß der Posteroloph nach weitgeschwungenem Verlauf den Gipfel des Metaconus erreicht.

Da sowohl bei *Eu.atavus*, als auch bei *Eu.praecursor* das Gros der Molaren demselben Merkmalstyp zuzurechnen ist, und auch die anderen Typen Vertreter bei beiden Arten haben, läßt sich bei den ersten oberen Molaren mit Hilfe der Merkmalsklasse D keine Unterscheidung zwischen beiden Arten treffen. Dasselbe trifft auf den einzigen *Eu. incertus*-Vertreter zu.

Bei den Zweiten Oberkiefermolaren finden sich ähnliche Verhältnisse wieder. Auch hier zeigt diese Merkmalsklasse bei beiden Arten eine nur geringe Variationsbreite (Abb.46), die jedoch auch bei diesem Zahntyp bei *Eu.praecursor* etwas größer ist als bei *Eu.atavus*.

Während bei den M^1 von *Eu. atavus* ein relativ "modernes" Merkmal (Typ 3) am häufigsten auftritt, ist dies bei den

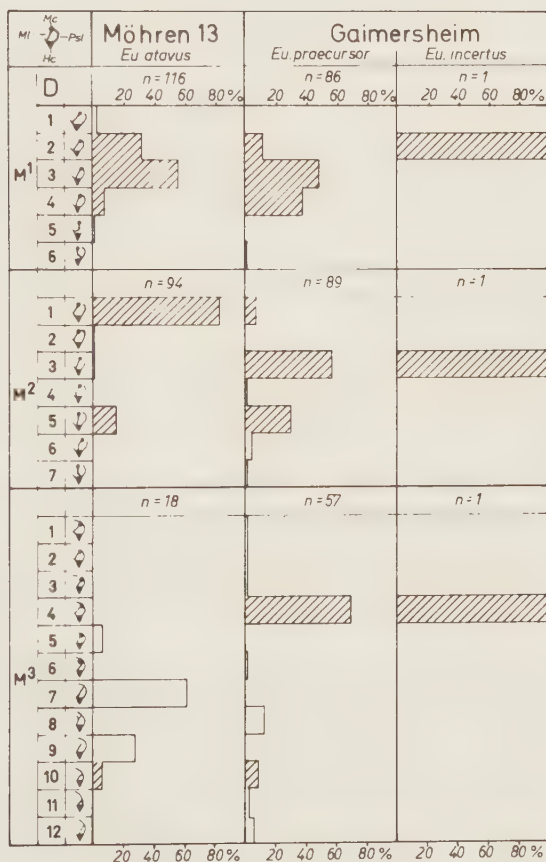


Abb.47: Verbindungen und Konstellationen von Metaconus und Hypoconus der Oberkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13), *Eu. praecursor* (Gaimersheim) und *Eu. incertus* (Gaimersheim). Vergleich der Häufigkeitsverteilungen. Schraffiert: Merkmals-typen, die bei mehr als einer Art vorkommen.

M² nicht der Fall. Das hier vorherrschende Merkmal ist gekennzeichnet durch einen proversen Metaloph, der im Hypoconusvorderarm inseriert (Typ 1, 83%). Der Posteroloph erreicht den Metaconusgipfel nicht. Dieser Merkmalstyp entspricht in der Ausbildung der Strukturelemente dem Merkmalstyp 2 der M¹, der dort durch 32% vertreten ist.

Der zweithäufigste Merkmalstyp (15%) zeigt einen Metaloph, der nach transversalem Verlauf in der Vorderhälfte des Hypoconushalbmondes mündet (Typ 5). Auch hier erreicht der Posteroloph den Metaconusgipfel nicht, sodaß das hintere Quertal einen schmalen Ausgang aufweist. Auch zu diesem Merkmalstyp läßt sich bei den M¹ ein Pendant - Typ 4 - finden.

Das Übergangsstadium zwischen den beiden häufigsten Typen wird durch den in der Vorderspitze des Hypoconus mündenden Metaloph des Merkmalstyps 3 (1%) repräsentiert.

Eu.praecursor weist eine etwas größere morphologische Variationsbreite als *Eu.atavus* auf. Der Metaloph der meisten Exemplare verläuft leicht provers und mündet in der Vorderspitze des hinteren Innenhügels (Typ 3, 57%). Der Posteroloph reicht nur bis zum Metaconusfuß.

Am zweithäufigsten findet sich - wie bei *Eu.atavus* - der Merkmalstyp 5 (30%), dessen Nachjoch streng transversal verläuft und im Hypoconuszentrum mündet.

Die restlichen 13% der Exemplare gehören weiteren vier Merkmalstypen an, wobei mit 7% der Merkmalstyp 1 am häufigsten auftritt, der sich durch den stark vorwärts gerichteten Metaloph auszeichnet, der im Hypoconusvorderarm mündet. Auch hier besteht kein Konnex zwischen Posteroloph und Metaconus. Bei den restlichen Exemplaren ist der Posteroloph wie oben beschrieben gestaltet. Die Variation wird durch den unterschiedlichen Verlauf des Nachjochs

verursacht, wobei der Merkmalstyp 7 den "modernsten" Typus repräsentiert: das Nachjoch verläuft in seinem Hauptteil transversal auf das Zentrum des Hypoconushalbmondes zu, wendet sich dann jedoch abrupt nach hinten um, wo es in der Hypoconushinterspitze inseriert. Dieser Merkmalstyp ist somit ebenso gestaltet wie der Merkmalstyp 6 der M^1 .

Das Exemplar des *Eu. incertus* ist in seiner Gestaltung des Zahnhinterteils dem Merkmalstyp 3 zuzurechnen, dem auch das Gros der zweiten Molaren von *Eu. praecursor* angehört.

Auch die d r i t t e n O b e r k i e f e r m o l a - r e n des *Eu. atavus* weisen eine relativ geringe morphologische Variabilität auf. Die Unterschiede kommen hauptsächlich durch die Breite des hinteren Quertals zustande. In allen Fällen ist der Metaconus sehr reduziert. Nur bei Merkmalstyp 5 (6%) läßt sich ein deutlicher, wenn auch im Vergleich mit den vorderen Molaren stark reduzierter Hügel erkennen. Am häufigsten ist das mittelgroße hintere Quertal zu finden. In allen Fällen mündet der Metaloph in der Vorderspitze des Metaconushalbmondes, und ragt das Hintercingulum über den Metaconusgipfel hinaus in das Mitteltal hinein.

Bei einem Merkmalstyp (Typ 9), dem 27% aller M^3 des *Eu. atavus* zuzurechnen sind, wird keine Verbindung zwischen Metaloph und Metaconus hergestellt, da der Grat am Fuße des hinteren Außenhügels zu entspringen scheint. Auch hier ist das hintere Quertal mittelgroß.

Das Gros der M^3 des *Eu. atavus* (61%) läßt sich kennzeichnen durch einen nur mehr durch die Verbindungsstelle zwischen Metaloph und Posteroloph zu lokalisierenden, sehr stark reduzierten Metaconus. Der Metaloph mündet nach geradem, stark proversem Verlauf in der Hypoconusvorderspitze, das

hintere Quertal ist mittelbreit.

Eu.praecursor zeigt mit seinen neun Merkmalstypen eine mehr als doppelt so große Variationsbreite als *Eu.ata-vus*. Das Gros (69%) seiner Vertreter weist einen relativ deutlich ausgebildeten Metaconusgipfel auf, der Metaloph mündet nach stark proversem Verlauf im Hypoconusvorderarm. Der Posteroloph verbindet den Hypoconus mit dem Metaconusgipfel und reicht darüber hinaus in das Mittel-tal hinein.

Die nächsthäufige Gruppe wird durch den Merkmalstyp 8 (12%) repräsentiert. Das hintere Quertal ist auch hier mittelgroß. Der Metaconus ist nicht mehr als eigenständiger Hügel zu erkennen. Vom Metaloph weist ein kurzer Schmelzsporn zur Labialseite.

Weitere Varianten sind durch die unterschiedliche Lage der Insertionsstelle des Metalophs am Hypoconusvorderarm gekennzeichnet (Typ 1 - 3). Diese Typen weisen einen Metaconus mit deutlich hügelförmigem Habitus auf.

Bei 8% der *Eu.praecursor*-Vertreter erhält das hintere Quertal durch den weit nach hinten verschobenen "Metaconus" ein trichterförmiges Aussehen (Typ 10). Noch enger begrenzt findet man das Tal bei Merkmalstyp 11 (2%), wo jedoch ebenfalls der Metaloph noch in der Hypoconusvorderspitze inseriert.

Die "progressivste" Gestalt des Metalophs zeigt der Merkmalstyp 12 (5%), wo der Metaloph nach leicht proversem Verlauf im Zentrum des Hypoconushalbmondes inseriert.

Eu.incertus gehört hinsichtlich der Strukturelemente des hinteren Zahnteils demselben Merkmalstyp an wie die Mehrzahl des *Eu.praecursor* und zeigt somit dasselbe Verhalten wie bei den zweiten Oberkiefermolaren.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Nimmt man als Gradmesser für die "Fortgeschrittenheit" der Merkmale des Zahnhinterteils den im Hypoconuszentrum oder noch weiter hinten mündenden Metaloph an, so lassen sich folgende Aussagen treffen: Bei *Eu.atavus* finden sich weniger Molaren mit diesem "modernen" Merkmal (M^1 - 64%, M^2 - 15%, M^3 - 0%) als bei *Eu.praecursor* (M^1 - 88%, M^2 - 35%, M^3 - 5%). Die Zunahme des "modernen" Metalophs in der Zahnreihe von hinten nach vorne verläuft in beiden Populationen in etwa parallel. Über *Eu.uncertus* läßt sich diesbezüglich keine Aussage treffen.

3.1.2. Koppelungen von vier Merkmalen bei den Oberkiefermolaren

Es wurde überprüft, ob und wenn ja, wie häufig sich Molaren mit derselben "Merkmalsformel" finden lassen. Unter dem Begriff "Merkmalsformel" soll Folgendes verstanden werden: Jeder einzelne Molar der beiden Populationen wurde vor der Untersuchung durch eine Nummer gekennzeichnet und im weiteren Verlauf bei jeder Merkmalsklasse einem bestimmten Merkmalstyp zugeordnet (s.auch Kap.1.6.4). Nachdem jede Merkmalsklasse durch einen Großbuchstaben und jeder Merkmalstyp durch eine arabische Ziffer gekennzeichnet wurde, ergab sich für jeden einzelnen Molaren eine "Merkmalsformel" bestehend aus vier mit Indices (arabische Ziffern der Merkmalstypen) versehenen Großbuchstaben (der Merkmalsklassen). Diese wurden in eine Punkteliste eingetragen und ausgezählt. Molaren mit derselben "Merkmalsformel" mußten daher identisch strukturiert sein.

3.1.2.1. Erste obere Molaren

Trotz der in allen Zahnbereichen größten morphologischen

Variabilität aller oberen Molaren von *Eu. atavus* scheint die Merkmalskoppelung, d.h. die Häufigkeit von Molaren gleicher Merkmalsformel, bei den M^1 am engsten zu sein. Knapp ein Viertel (24%) erweist sich als strukturell identisch (Abb.48), wenngleich es auch im Rahmen des Normalen größenmäßig variiert. Die Merkmalsformel

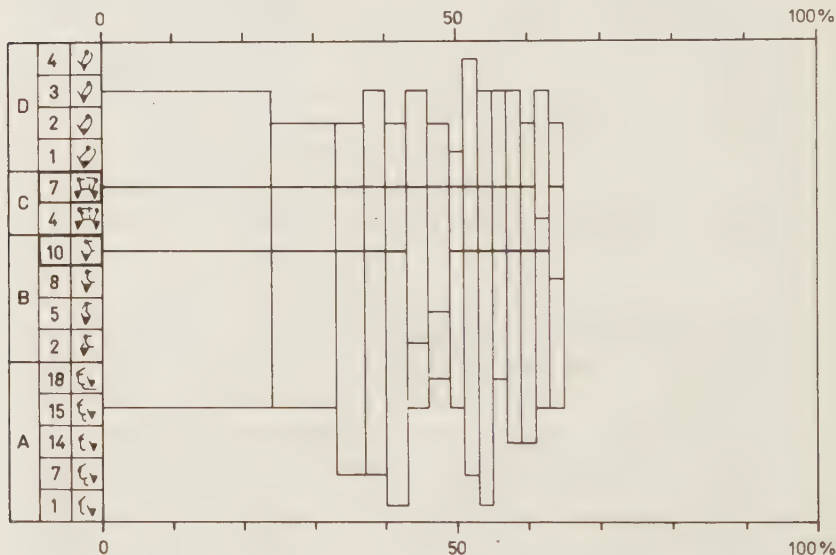


Abb.48: Gruppen strukturell identischer, erster Oberkiefermolaren (Koppelungsvierergruppen) von *Eu. atavus* aus Möhren 13. Freies Feld rechts: Merkmalsviererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalsbezeichnungen wie in den Abb.43-45 und 47.

dieses Koppelungstyps lautet $A_{15} - B_{10} - C_7 - D_3$, sodaß eine Kurzbeschreibung folgendermaßen zu lauten hat: Das labiale Vordercingulum reicht nur bis zum Paraconusfuß. Es

wird von einem deutlichen Anteroconus ausgesendet, der auch die Ursprungsstelle des lingualen Vordercingulums darstellt. Dieses verläuft erst transversal, schwenkt dann in die Caudalrichtung um und spaltet sich kurz vor dem Protoconusfuß in zwei Teile. Der eine der beiden läuft weiter auf den Protoconusfuß zu, der andere umzieht diesen und endet an der Protoconuslingualseite. Ein weiteres Strukturelement des Prälobus bildet der kurze, vom Anteroconus caudal nach hinten weisende Sporn (A_{15}). Der Protoconusvorderarm erreicht den caudalen Anteroconussporn nicht. Der Protoloph verläuft retrovers und mündet im Protoconushinterarm (B_{10}). Der Längsgrat zieht stets an Höhe zunehmend longitudinal nach hinten, um in seinem letzten Drittel nach hinten-innen weisend auf den Hypoconus zuzulaufen. An der Umbiegestelle wird ein mittellanger Mesoloph entsendet. Als Strukturelemente der Labialseite sind ein vom Paraconus ausgehender, kürzer, caudaler Sporn und eine vom Metaconus nach vorne weisende, dünne Schmelzrippe zu nennen. Die beiden treffen sich nicht, da sie unterschiedlich weit außen gelegen sind (C_7). Obwohl die "moderne" Gestalt des Protolophs einen im Hypoconushinterteil mündenden Metaloph erwarten ließe, erweist er sich als nicht ganz so "modern" gestaltet. Nach transversalem Verlauf inseriert er im Zentrum des Hypoconushalbmondes. Der Posteroloph erreicht den Metaconusgipfel.

Was die deutlich ausgeprägten Maxima der Merkmalsklassen B (Typ 10, 76%) und C (Typ 7, 83%) bereits vermuten lassen, bestätigt sich hier. Fast alle Koppelungstypen (55%) weisen diese beiden Merkmalstypen auf. 55% aller M^1 von *Eu. atavus* sind also durch einen retroversen Protoloph und die oben beschriebenen Strukturelemente der mittleren Quertäler gekennzeichnet, während sie sich in der Gestalt des vorderen und hinteren Zahnteils unterscheiden lassen.

Das Vorderteil läßt sich dabei bei 35% gemäß Typ 15 beschreiben (s.o.), während das häufigste Merkmal (36%) des Zahnhinterteils der transversal verlaufende, im Zentrum des Hypoconushalbmondes mündende Metaloph ist. Hinsichtlich der Merkmalsklasse A weisen die restlichen Koppelungstypen eine größere Streuung auf als hinsichtlich C, bei der mit 23% ein weiterer Merkmalstyp (D_2) relativ häufig vertreten ist.

Betrachtet man die übrigen häufiger auftretenden Zweierkoppelungen, so finden sich naturgemäß die bei den Viererkoppelungen aufgetretenen Verbindungen wieder, jedoch in einer insgesamt größeren prozentualen Häufigkeit als bei den Viererverbindungen. Die Differenz ergibt sich aus der Tatsache, daß diese Zweierverbindungen gekoppelt mit den unterschiedlichsten anderen Merkmalen bei jeweils nur einem Exemplar auftreten und so in der Untersuchung (die ja die Feststellung mehrerer strukturell identischer Molaren zur Aufgabe hatte) nicht mehr zum Tragen kam (in Abb.48 sind sich diese, bei jeweils nur einem Exemplar zu findenden Merkmalsviererkoppelungen in dem freien Feld zu denken). Auf die genauen Prozentsätze aller Zweierkoppelungen soll hier nicht näher eingegangen werden. Lediglich die fünf häufigsten seien hier angeführt:

Koppelungstyp	prozentuale Anteile in	
	Viererkoppelungen	Zweierkoppelungen
$B_{10} - C_7$	55 %	63 %
$A_{15} - C_7$	40 %	47 %
$A_{15} - B_{10}$	37 %	42 %
$C_7 - D_3$	36 %	47 %
$B_{10} - D_3$	35 %	44 %

Weiterhin sei noch bemerkt, daß die Merkmalsklasse C trotz ihrer, im Vergleich mit den anderen drei, größten Variabilität (10 Merkmalstypen gegenüber 8, 9 und 4 bei Merk-

malsklasse A, B und D) hinsichtlich ihres Verhaltens bei den Viererkoppelungen die geringste Streuung aufweist.

Zusammenfassend sei über die Merkmalskoppelungen bei den M^1 von *Eu. atavus* bemerkt: Die Koppelung der Merkmale B_{10} und C_7 muß für diesen Zahntyp als signifikant bezeichnet werden, da sie bei 63% aller Exemplare zu finden ist. Obwohl sie in 35% der Fälle mit dem Merkmal des Typs A_{15} und bei 33% mit dem des Typs D_3 gekoppelt erscheint, kann eine relativ stärkere Streuung im Zahnvorder- und Zahnhinterteil prognostiziert werden, als im Zahnmittelteil.

Bei den Molaren des *Eu. praecursor* finden sich ähnliche Verhältnisse wieder. Auch hier erweist sich ein Merkmal der Klasse C (C_8) als signifikant (Abb.49). Es fand sich am häufigsten aller Merkmalstypen bei der Analyse der Einzelmerkmale und zeigt sich auch bei den Koppelungen mit 38% am häufigsten, obwohl die Merkmalsklasse C hinter A die zweitgrößte Streuung aufweist. Dieses Merkmal findet sich in etwa demgleichen Maße mit D_3 und B_{11} vergesellschaftet. Die meistgefundene Vierervergesellschaftung ist jedoch die mit der Merkmalsformel $A_1 - B_{12} - C_8 - D_3$, der dicht die mit der Formel $A_1 - B_{11} - C_8 - D_4$ folgt. In beiden, mit 9% und 8% Häufigkeit relativ kleinen, Gruppen und in der mit 5% nächsthäufig auftretenden ($A_1 - B_{11} - C_8 - D_3$) findet sich die häufigste aller Zweierkoppelungen in Gestalt der Merkmalsverbindung $A_1 - C_8$ (24%).

Eine Kurzbeschreibung dieser drei Koppelungstypen müßte folgendermaßen lauten: Den Prälobus markiert ein relativ deutlich ausgeprägter Anteroconus, von dem ein kurzes, labiales und ein längeres, linguales Vordercingulum ausgesendet werden. Das labiale reicht nur bis zum Paraconusfuß. Das linguale wendet sich nach transversalem Verlauf in die caudale Richtung um und endet am Fuß des

vorderen Protoconusabhangs. Der Protoconusvorderarm ist kurz und schmiegt sich eng an den Paraconushügel an (A_1). Bei der Merkmalsklasse B finden sich bei den drei Koppelungstypen Unterschiede. Der erste (9%) ist folgendermaßen gestaltet: Die beiden Vorderhügel liegen sich diagonal gegenüber, wobei der Paraconus in Relation zum Protoconus nach hinten verschoben ist. Der Protoloph zeigt transversalen Verlauf. Er mündet relativ weit hinten am Protoconushinterarm (B_{12}). Die beiden anderen Koppelungstypen sind diesbezüglich etwas weniger "modern". Die Lage der Vorderhügel zueinander ist dieselbe, jedoch mündet der Protoloph in der Hinterspitze des Protoconushalbmondes (dieser Merkmalstyp B_{11} findet sich bei den Viererkoppelungen noch bei weiteren 10%, bei den bei nur einem Exemplar vorkommenden Verbindungen bei weiteren 27%). Die Strukturelemente der mittleren Quertäler sind bei allen drei Koppelungstypen wieder einheitlich gestaltet. Der Längsgrat zeigt den - schon bei *Eu. atavus* beschriebenen - geknickten Verlauf, der Mesoloph ist halblank. Vom Paraconus und vom Metaconus laufen dünne Schmelzsporne in das Mitteltal hinein und treffen sich dort in einem kleinen Mesostyl, sodaß der Ausgang des labialen Mitteltales versperrt ist (C_8). Die erste und die letzte Koppelungsgruppe der drei zeigen den proversen Verlauf des Metalophs, der im Vorderteil des Hypoconushalbmondes inseriert, während die mittlere Gruppe (8%) den im Hypoconuszentrum mündenden Grat aufweist. Es ergeben sich also folgende Kombinationen von Richtungen des Vorder- und Hinterjoches: "moderner" Protoloph und "altertümlicher" Metaloph (erste Gruppe), "altertümlicher" Protoloph und "moderner" Metaloph (zweite Gruppe) und "altertümlicher" Protoloph und "altertümlicher" Metaloph (dritte Gruppe).

Als häufigste Zweierkoppelungen seien die folgenden genannt:

Koppelungstyp	prozentuale Anteile in	
	Viererkoppelungen	Zweierkoppelungen
A ₁ - C ₈	24 %	28 %
B ₁₁ - C ₈	21 %	26 %
C ₈ - D ₃	20 %	29 %
C ₈ - D ₄	18 %	24 %

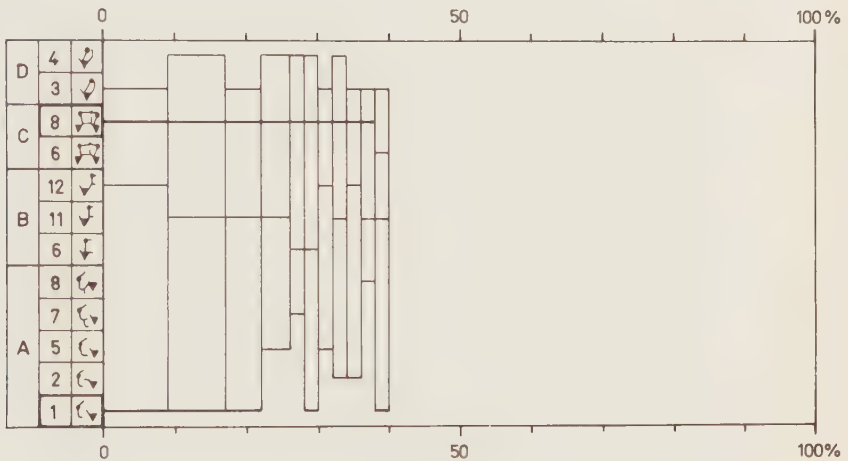


Abb. 49: Gruppen strukturell identischer, erster Oberkiefermolaren (Koppelungsvierergruppen) von *Eu. praecursor* aus Gaimersheim. Freies Feld rechts: Merkmalsviererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalsbezeichnungen wie in den Abb. 43-45 und 47

Zusammenfassend sei Folgendes festgestellt: Wie schon bei den metrischen und morphologischen Einzelwerten, zeigt sich auch bei den Merkmalskoppelungen, daß die Gaimershei-

mer Oberkiefermolaren stärker streuen als die des *Eu. atavus* aus Möhren 13. Zwar finden sich drei strukturell nur geringfügig verschiedene Koppelungsgruppen, doch zeigt die größte mit nur 9% Häufigkeit eine nur geringe Signifikanz. Als signifikant kann besonders der die Strukturelemente der mittleren Quertäler beschreibende Merkmalsstyp C_8 angesehen werden, der bei insgesamt 55% aller Molaren zu finden ist, und der Merkmalstyp A_1 , den insgesamt 39% aufweisen, wobei beide zusammen bei insgesamt 28% auftreten. Grundsätzlich sei noch angeführt, daß in den Koppelungen der "altertümlichste" Metaloph, der als Einzelmerkmal immerhin in einer Häufigkeit von 12% erscheint, nicht anzutreffen ist. Dasselbe trifft auch auf A_6 (linguales Vordercingulum erreicht Protoconusvorderarm, kurzer Protoconusvorderarm) und A_9 (linguales Vordercingulum wie bei A_6 , jedoch langer Protoconusvorderarm) zu, die als Einzelmerkmale bei immerhin 8% bzw. 15% auftreten. Zudem fällt noch auf, daß von den insgesamt 14 Merkmalsstypen der Merkmalsklasse C neben dem oben erwähnten Merkmalstyp 8 nur noch der Merkmalstyp 6 bei 2% der Exemplare in den Merkmalsviererkoppelungen vorkommt.

3.1.2.2. Zweite obere Molaren

Die Koppelungsverhältnisse bei den M^2 von *Eu. atavus* sind ähnlich geartet wie die bei den M^1 , wenngleich auch die am häufigsten auftretende Koppelungsgruppe keinen so großen Prozentwert zeigt (10%) wie die der M^1 (24%). Doch auch hier scheinen zwei Merkmalstypen besonders eng miteinander verknüpft zu sein (Abb.50). Die Koppelung $C_{14}-D_1$ tritt bei 47% der Merkmalskoppelungsgruppen auf und bei weiteren 13% der Merkmalsviererverbindungen, die bei nur einem Exemplar zu finden sind. Diese Zweierverbindung ist in 25% der Fälle mit dem Merkmalstyp A_7 und bei

18% mit A_6 verbunden. Was Verbindungen mit Typen der Merkmalsklasse B anbetrifft, so ist dort die Streuung relativ stärker. Hier zeigt die C_{14} - D_1 -Verbindung mit B_6 den größten Wert (16%).

Die beiden häufigsten Koppelungstypen sind bis auf den Verlauf des Protolophs strukturell identisch. Dennoch sollten sie nicht zusammengefaßt werden, da die Gestalt dieses Strukturelements in beiden Fällen sehr unterschiedlich geartet ist. Die Merkmalsformeln der beiden Koppelungsgruppen und die Kurzbeschreibung lauten folgendermaßen: In 10% der Fälle tritt die Viererkoppelung A_7 - B_6 - C_{14} - D_1 , in 7% der Fälle die mit der Merkmalsformel A_7 - B_{12} - C_{14} - D_1 auf.

Das Vordercingulum läßt an seinem labialen Ende eine Verdickung erkennen. Das linguale Vordercingulum ist kräftig, es erreicht nach kurzer Unterbrechung an der Anteroconuslingualseite den Hypoconusvorderabhang. Das linguale Vorderquertal ist seicht, aber breit (A_7). 10% der Exemplare weisen einen Protoloph auf, der in seinem oberen Teil transversal verläuft, dann aber in die proverse Richtung umschwenkt und in der Protoconusvorderspitze inseriert. Ihm wird von der Protoconushinterspitze ein kurzer Sporn entgegengesendet (B_6). Demgegenüber erscheint der Protoloph des zweiten Koppelungstyps (7%) als weitaus "moderner" gestaltet. Zwar läuft auch hier der Protoloph vom Paraconus ausgehend erst transversal auf das Protoconuszentrum zu, biegt dann allerdings nach hinten um und mündet im Protoconushinterarm. Dieser Merkmalstyp zeigt auch noch den "alten" Protoloph, der als dünne Schmelzkannte etwa in der Mitte des transversalen Teils des "neuen" Protolophs entspringt und bis zum Protoconusvorderarm hinabzieht (B_{12}). Die Strukturelemente der mittleren Quertäler sind bei beiden Koppelungsgruppen wieder identisch

strukturiert. Wie bei den M^1 bereits beschrieben, nimmt auch bei den M^2 der Längsgrat seinen Verlauf, der Mesoloph ist halblang. Die labiale Zahnkante ist einfach gestaltet: ein kurzer, caudaler Paraconussporn und eine dünne, weiter außen gelegene Schmelzbarre sind die einzigen Elemente (C_{14}). Der Zahnhinterteil ist im Gegensatz zu der Paraconus-Protoconus-Verbindung sehr "altertümlich" gestaltet. Der Metaloph mündet nach stark proversem Verlauf relativ weit vorn am Hypoconusvorderarm. Der Posteroloph erreicht nicht den Gipfel des Metaconus, so daß das hintere Quertal nicht ganz abgeschlossen ist.

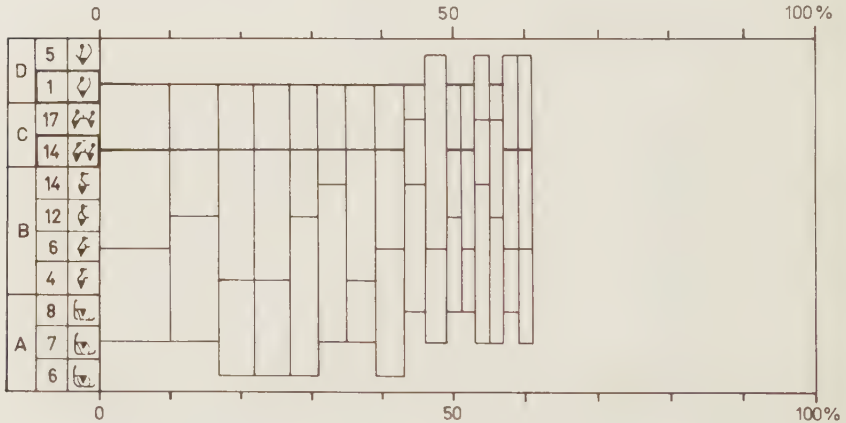


Abb. 50: Gruppen strukturell identischer, zweiter Oberkiefermolaren (Koppelungsvierergruppen) von *Eu. atavus* aus Möhren 13. Freies Feld rechts: Merkmalsviererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalsbezeichnungen wie in den Abb. 43-45 und 47.

Die häufigsten Merkmalszweierverbindungen sind die folgenden:

Koppelungstyp	prozentuale Anteile in	
	Vierererkoppelungen	Zweierkoppelungen
$C_{14} - D_1$	47 %	60 %
$A_7 - C_{14}$	27 %	31 %
$A_7 - D_1$	25 %	34 %

Grundsätzlich kann man also zusammenfassen: Als signifikante Merkmalszweierkoppelung kann die mit der Merkmalsformel $C_{14} - D_1$ bezeichnet werden. Diese tritt bei insgesamt 60% aller M^2 von *Eu. atavus* auf und zeichnet sich durch ein mit nur wenigen Strukturelementen ausgestattetes, mittleres Labialquertal und einen "ursprünglichen" Metaloph aus. Die Verbindungen der Vorderhügel (Merkmalsklasse B) streuen morphologisch am stärksten, wobei der proverse Protoloph, dem vom Protoconushinterarm ein Schmelzsporn entgegengesendet wird, am häufigsten anzutreffen ist (B_6 , 23%). Entsprechend der prozentualen Verteilung der Einzelmerkmale findet sich im Zahnvorderteil das mit nur kurzer Unterbrechung an der Protoconuslingualseite bis zum Hypoconusvorderabhang reichende Lingualcingulum am häufigsten. Trotz der sehr großen Variabilität der Einzelmerkmale erweist sich diese Merkmalsklasse C hinsichtlich ihres Verhaltens bei den Merkmalskoppelungen als eine der konstantesten.

Die zweiten Oberkiefermolaren des *E u . p r a e c u r s o r* verhalten sich hinsichtlich der Merkmalsviererkoppelungen ähnlich wie die M^1 , wengleich auch die größte Gruppe strukturell identischer Molaren größer ist als bei den ersten Oberkiefermolaren. Zudem findet sich hier eine zweite Koppelungsgruppe, die sich von der ersten nur durch die Gestalt des Zahnhinterteils unterscheidet. Diese bei-

den Koppelungsgruppen lassen sich durch die Merkmalsformel $A_3 - B_3 - C_7 - D_3$ (12%) und $A_3 - B_7 - C_7 - D_5$ (6%) kennzeichnen. Eine Kurzbeschreibung müßte folgendermaßen lauten: Das labiale Vordercingulum zeigt an seinem distalen Ende eine Verdickung, das linguale ist kurz, aber deutlich ausgeprägt (A_3). Der Protoloph verläuft in seinem oberen Teil ein kurzes Stück transversal, schwenkt dann aber nach vorne um und mündet in der Protoconusvorderspitze (B_3). Der Längsgrat zeigt den schon bei den M^1 beschriebenen, geknickten Verlauf und entsendet in seiner Mitte einen halblangen Mesoloph, dem von einem kleinen Mesostyl

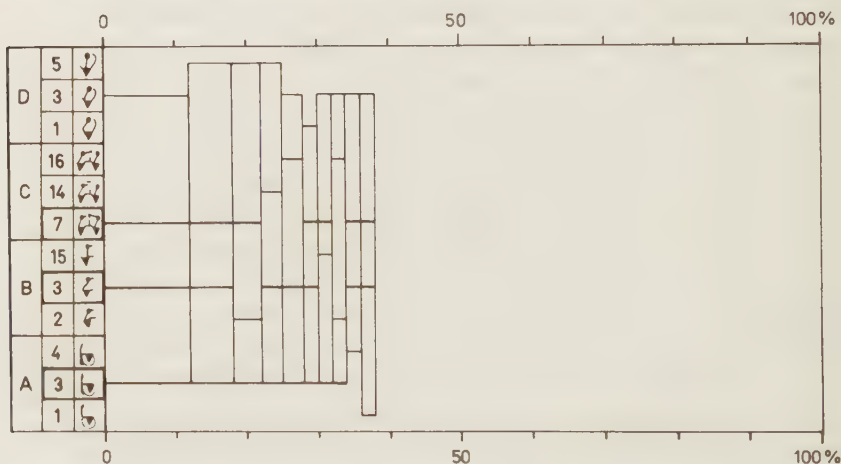


Abb. 51: Gruppen strukturell identischer, zweiter Oberkiefermolaren (Koppelungsvierergruppen) von *Eu.praecursor* aus Gaimersheim. Freies Feld rechts: Merkmalsviererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalsbezeichnungen wie in den Abb. 43-45 und 47.

ein sehr kurzer Sporn entgegenläuft. Der Mesostyl ist durch ein dünnes Schmelzgrätchen mit dem Metaconusgipfel verbunden. Ein weiteres Strukturelement bildet der vom Paraconus caudal nach hinten weisende Sporn, der den Me-

sostyl jedoch nicht erreicht (C_7). Der Zahnhinterteil der beiden Koppelungshauptgruppen ist unterschiedlich gestaltet. Die erste Gruppe (12%) zeichnet sich durch einen Metaloph aus, der nach proversem Verlauf in der Vorder- spitze des Hypoconushalbmondes inseriert. Der Postero- loph erreicht den Metaconusgipfel nicht, sodaß das hin- tere Quertal einen schmalen Ausgang besitzt (D_3). Die an- dere Gruppe zeigt einen etwas "moderner" gestalteten Me- taloph, der nach fast transversalem Verlauf etwas vor dem Zentrum des Hypoconushalbmondes mündet. Auch hier erreicht der Posteroloph den Metaconusgipfel nicht (D_5).

Wie bei den M^1 fallen auch hier Merkmale auf, die beson- ders häufig in den Merkmalsviererkoppelungen auftreten (Abb.51). Es sind dies bei den ersten drei Merkmalsklas- sen die schon bei den Koppelungshauptgruppen beschriebe- nen A_3 , B_3 und C_7 , während der Zahnhinterteil der Molaren von Eu.praecursor stärker variiert. Miteinander gekoppelt finden sich diese drei Merkmale bei 20% aller bei mehr als einem Exemplar vorkommenden Viererkoppelungsgruppen.

Als häufigste Merkmalszweierverbindungen sind zu nennen:

Koppelungstyp	prozentuale Anteile in	
	Viererkoppelungen	Zweierkoppelungen
$A_3 - B_3$	26 %	35 %
$A_3 - C_7$	26 %	30 %
$B_3 - C_7$	24 %	30 %
$A_3 - D_3$	19 %	33 %
$B_3 - D_3$	19 %	31 %
$C_7 - D_3$	18 %	26 %

Zusammenfassend sei gesagt: Die beiden signifikanten Merkmalszweierkoppelungen sind die mit der Merkmalsfor- mel $A_3 - B_3$ bzw. $A_3 - C_7$. Alle drei Merkmalstypen fin- den sich miteinander gekoppelt bei insgesamt 20% aller Exemplare. Abgesehen vom Zahnvorderteil, das sich durch

ein kurzes, linguales Vordercingulum und eine Verdickung des distalen Endes des labialen Vordercingulums kennzeichnen läßt, werden die M^2 des *Eu.praecursor* also besonders durch einen "altertümlichen" Protoloph und die Strukturelemente der mittleren Quertäler (halblanger Mesoloph, kleiner Mesostyl, caudaler Paraconussporn und nach vorne weisender Metaconussporn) charakterisiert. Der Zahnhinterteil variiert etwas stärker, wobei auch hier die "altertümliche" Form des Metalophs vorherrscht.

3.1.2.3. Dritte obere Molaren

Die M^3 von *Eu. atavus* aus Möhren 13 ließen sich hinsichtlich ihrer Merkmalskoppelungen nur unbefriedigend analysieren, da dieser Aspekt ein zahlenmäßig größeres Material erfordert, als es im vorliegenden Fall gegeben war ($n=18$). Daher wiesen auch nur zwei Molaren eine identische Struktur auf. Als häufigste Zweierkombination fiel die mit der Formel A_7-B_2 auf, die sieben Exemplare zeigen, dicht gefolgt von der Koppelung des Merkmals B_2 mit D_7 . Diese letztere Verbindung war zu erwarten, da sie die Koppelung der beiden Merkmale mit den größten Einzelhäufigkeiten darstellt (B_2 bei 10, D_7 bei 11 Exemplaren). Es kann daher mit Vorbehalt aus dieser Tatsache geschlossen werden, daß diese beiden Merkmale für die M^3 des *Eu.atavus* signifikant sind, was jedoch anhand eines zahlenmäßig größeren Materials bewiesen werden müßte.

Eine Beschreibung des typischen M^3 -Vertreters würde also hinsichtlich der Merkmalsklassen B und C folgendermaßen lauten: Der Protoloph mündet nach proversem Verlauf in der Vorderspitze des Protoconushalbmondes. Bei der Hinterverbindung zeigen sich dieselben Verhältnisse: der Metaloph zieht von dem nicht mehr als Hügel zu bezeichnenden

Metaconus nach vorne gerichtet auf die Vorderspitze des Hypoconushalbmondes zu. Da der Posteroloph den Metaconus "gipfel" erreicht und noch darüber hinausragt, erscheint das hintere Quertal ausganglos. Im Vergleich mit den übrigen Quertälern ist es als mittelgroß zu bezeichnen. Als weitere Merkmalszweierkoppelungen sind zu nennen (in Klammern absolute Häufigkeiten):

Koppelungstyp	prozentuale Anteile
A ₇ - B ₂	39 % (7)
B ₂ - D ₇	33 % (6)
A ₇ - D ₇	28 % (5)
B ₂ - C ₁	28 % (5)
C ₁ - D ₇	28 % (5)

Die M³ des *Eu. praecursor* lassen aufgrund ihrer größeren Fundstückzahl verwendbarere Ergebnisse zu (Abb.52). Zwar findet sich auch hier keine so deutlich vorherrschende Koppelungsgruppe wie beispielsweise bei den M¹ des *Eu. atavus* und auch im Vergleich mit den M² des *Eu. praecursor* sind die Verhältnisse nicht so klar, doch lassen sich einige deutliche Grundzüge erkennen.

So erweisen sich wieder die Merkmalsklassen mit der größten morphologischen Variation der Einzelmerkmale hinsichtlich ihres Verhaltens bei Koppelungen als sehr konstant. Die Klassen C und D, die in der Einzelanalyse 9 bzw. 16 Merkmalstypen aufzeigten, sind bei den Merkmalskoppelungen mit nur jeweils zwei Merkmalstypen vertreten, während die Klassen A und B mit ihren jeweils acht Merkmalstypen bei den Koppelungen vier Merkmalstypen vertreten haben.

Etwa ein Drittel aller Exemplare (32%) in Koppelungsgruppen wird signifiziert durch die Merkmale der Typen C₁₆ und D₄, die bei weiteren 14% der bei nur einem Exemplar vorkommenden Viererverbindungen zu finden sind. Diese

Merkmalskombination ist in gleichem Maße mit den Merkmalen B_3 und B_{17} verbunden (13%), während die Merkmalsklasse A mehr streut. Da also die M^3 von Eu.praecursor in ihrer vorderen Hälfte relativ stark variieren, können sie statistisch gesehen lediglich mit Hilfe der Strukturelemente der hinteren Zahnhälfte signifiziert werden, die für insgesamt 46% der Molaren bezeichnend sind. Morphologisch ausgedrückt: die beiden Innenhügel konnektieren

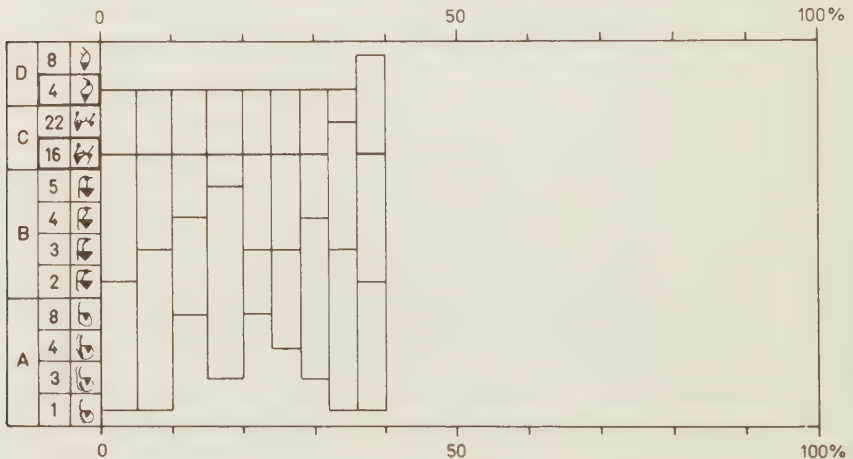


Abb.52: Gruppen strukturell identischer, dritter Oberkiefermolaren (Koppelungsvierergruppen) von Eu.praecursor aus Gaimersheim. Freies Feld rechts: Merkmalsviererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalsbezeichnungen wie in den Abb.43-45 und 47.

nicht, die Verbindung zwischen ihnen wird auf zweierlei Art hergestellt. Die "alte", weiter lingualwärts gelegene Verbindung ist dünn und steigt erst vom Protoconus hangabwärts, um dann zur Hypoconusvorderspitze hinaufzuziehen. Vom Hypoconusgipfel läuft eine schmale Schmelzrippe nach vorne zur Zahnbasis hinab. Eine weitere Pro-

toconus-Hypoconus-Verbindung besteht zwischen den Vorderarmen der beiden. Diese stellt die künftige "neue" Längsverbindung dar. Von ihr wird in der Mitte ein halblanger Mesoloph entsendet. Der Metaloph mündet von einem deutlichen Metaconushügel ausgehend im Hypoconusvorderarm. Das hintere Quertal ist relativ schmal, jedoch breiter als bei *Eu. atavus*.

Die Merkmalszweierkoppelungen mit den größten prozentualen Anteilen sind:

Koppelungstyp	prozentuale Anteile in	
	Viererkoppelungen	Zweierkoppelungen
$C_{16} - D_4$	32 %	46 %
$B_3 - D_4$	17 %	28 %
$A_1 - C_{16}$	14 %	19 %
$A_1 - D_4$	14 %	26 %
$B_3 - C_{16}$	13 %	23 %

Zusammenfassend sei zu den Merkmalskoppelungen der dritten Oberkiefermolaren von *Eu. praecursor* bemerkt: Eine deutlich hervortretende Gruppe von identisch strukturierten Molaren tritt nicht auf. Als signifikant kann die Merkmalszweierkombination $C_{16} - D_4$ bezeichnet werden, die bei etwa einem Drittel aller letzten Oberkiefermolaren zu finden ist. In der Zahnvorderhälfte variieren die Zähne sehr viel stärker, sodaß eine "typische" Beschreibung des gesamten Molaren nicht gegeben werden kann. Was den Grad der "Modernität" anbetrifft, herrscht ein Protoloph, der in seinem oberen Teil retrovers, dann aber transversal verlaufend im Protoconuszentrum mündet, vor. Dieses Merkmal, das als Einzelmerkmal eine Frequenz von 39% hat, tritt jedoch bei nur 17% der Merkmalskoppelungen auf und sollte daher nicht als signifikant bezeichnet werden.

3.2. Morphologische Analyse der Unterkiefermolaren

3.2.1. Morphologische Einzelelemente

Die Untersuchung erfolgte bei den Unterkiefermolaren ebenso wie bei den Oberkiefermolaren (Kap.3.1.). Es wurde versucht, Tendenzen hinsichtlich Größenzu- bzw. abnahme der morphologischen Variabilität in der Zahnreihe von vorne nach hinten zu erkennen (Abb.53). Doch zeigte sich keiner-

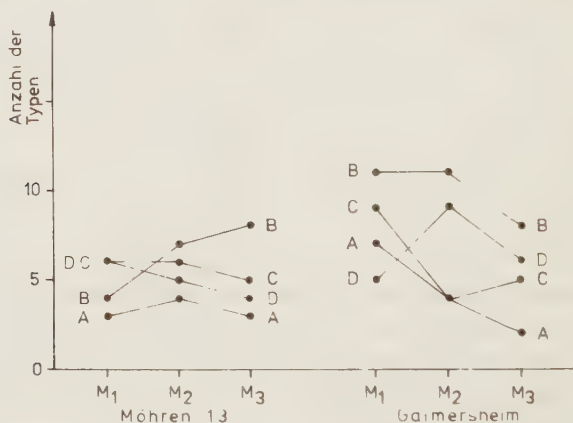


Abb.53: Morphologische Variabilität der Unterkiefermolaren von *Eu.atavus* (Möhren 13) und *Eu.praecursor* (Gaimersheim). Dargestellt anhand der Merkmalstypen jeder Merkmalsklasse.

lei Einheitlichkeit im Verlauf der Linien. Lediglich bei *Eu.praecursor* scheint die Variabilität in der Zahnreihe von vorne nach hinten abzunehmen (Ausnahme Merkmalsklasse D). Ähnlich scheint es sich auch bei den Molaren des *Eu.atavus* zu verhalten, jedoch nimmt hier die Variabilität in der Zahnreihe nach hinten nicht so stark ab wie bei den Gaimersheimer Molaren, die Merkmalsklasse B variiert

bei den dritten Unterkiefermolaren sogar um einiges stärker als bei den M_1 . Deutlich erkennbar dagegen ist, daß i.a. die Merkmalsklasse B am stärksten variiert (Ausnahme sind die M_1 von Möhren 13), und daß die morphologische Streuung bei *Eu.praecursor* stärker ist als bei *Eu.atavus*.

3.2.1.1. Die Strukturelemente des Prälobus und ihre Verbindungen zu Metaconid und Protoconid

Diese Merkmalsklasse A erweist sich bei den ersten Unterkiefermolaren des *Eu.atavus* als Klasse äußerst geringer Variabilität (Abb.53). Das Häufigkeitsmaximum (Typ 10) ist deutlich ausgeprägt (Abb.54, 81%). Es kennzeichnet die M_1 dieser Art als sehr "modern", da das Vorderende länglich-gestreckt und spitz über den Zahnhauptteil hinausragt. Das Anteroconid bildet einen deutlichen fünften Hügel, wenngleich er auch nie die Höhe der vier Haupthügel erreicht. Die beiden Vordercingula sind dementsprechend lang und reichen beide bis an die Vorderabhänge der Vorderhügel. Der Protoconidvorderarm erreicht genau longitudinal verlaufend den Caudalabhang kurz unterhalb des Anteroconidgipfels. Hier sei auch schon die zweite Art der in Gaimersheim auftretenden *Eucricetodontinen* erwähnt. Diese, als *Eu.uncertus* bestimmte, wurde ebenfalls diesem Merkmalstyp 10 zugeordnet, obwohl sich ihr Prälobus in gewisser Hinsicht von der vorgenannten Struktur unterscheidet: während der Protoconusvorderarm des *Eu.atavus* in allen Fällen als relativ niedriger Grat nach vorne zieht, ist diese Struktur bei *Eu.uncertus* mauerartig entwickelt und verbindet, ohne an Höhe zu verlieren, das Protoconid mit dem Anteroconid nahezu in einer Höhe, die der des Protoconidgipfels entspricht. Diese Struktur weisen alle fünf Exemplare des *Eu.uncertus* auf.

Der nächsthäufige Merkmalstyp (Typ 8, 18%) des *Eu. atavus* ist etwas weniger "modern" gestaltet. Das Zahnvorderende ist etwas stärker abgerundet und verlängert den Zahnhauptteil nicht so stark wie die Vertreter des Typs 10. Vordercingula, Anteroconid und Protoconidvorderarm sind wie bei Typ 10 gestaltet.

Bei einem Exemplar (1972 XI 48) weist der Protoconidvorderarm nach vorne-innen. Ein deutliches Anteroconid ist nicht vorhanden.

Die M_1 von *Eu. praecursor* verhalten sich im Vorderteil des Zahnes etwas "altmodischer". Zwar liegt das Maximum in Merkmalstyp 8 (26%), doch ist die Vorderspitze des Großteils der Molaren weitaus stumpfer als bei *Eu. atavus* und der Protoconidvorderarm erreicht nicht das Anteroconid (Typ 1 - 7, 74%). Die große Variabilität dieser Merkmalsklasse ist begründet in der unterschiedlichen Ausbildung des Anteroconids und des Protoconidvorderarms, sowie allgemein in der Gestalt des Prälobus, wobei sich alle Übergänge zwischen sehr stumpfem (Typ 1) und spitzem (Typ 7) Zahnvorderteil finden lassen.

Die zweiten Unterkiefermolaren des *Eu. atavus* variieren morphologisch nicht viel stärker als die M_1 . In den meisten Fällen (60%) verliert der linguale Teil des Vordercingulums auf seinem Weg zum Metaconidfuß nicht an Höhe, das labiale Vordercingulum dagegen steigt schnell bis an die Basis des Protoconids herab, reicht jedoch nie über den Vorderabhang dieses Hügels hinaus. Die zwei vorderen Quertäler bilden deutliche Synklinalen (Typ 4).

Ebenso gestaltet wie Typ 4, doch mit einem bis an die Hypoconidvorderseite reichenden Labialcingulum, ist der Typ 3 (5%).

Beide Formen sind auch mit einem zum Metaconid absteigen-

den Lingualcingulum zu finden (Typ 1, 2). Merkmalstyp 2 weist dabei noch eine kleine Vorwölbung an der Verbindungsstelle mit dem Protoconidvorderarm auf, mit der eine schwache Anschwellung einhergeht. Diesem Typ sind

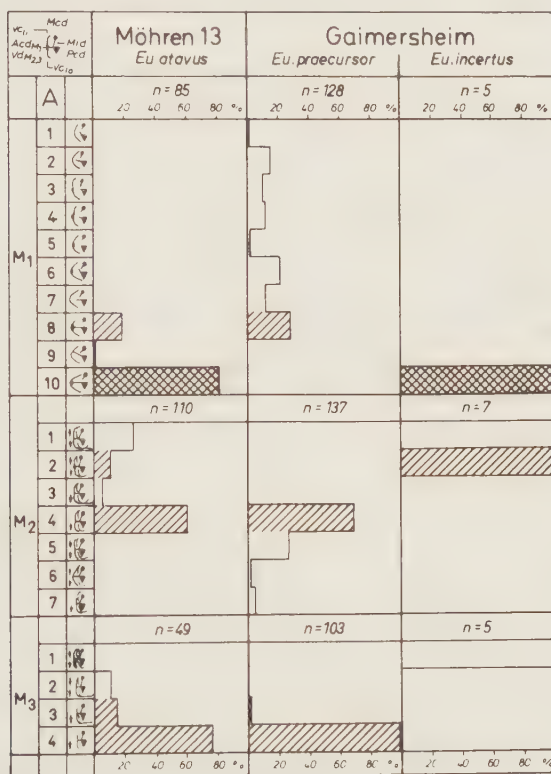


Abb. 54: Strukturelemente des Prälobus und ihre Verbindungen zu Meta- und Protoconid bei den Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13), *Eu. praecursor* (Gaimersheim) und *Eu. incertus* (Gaimersheim). Vergleich der Häufigkeitsverteilungen.

auch die Vertreter des *Eu. incertus* zuzurechnen. Wie bei den M₁, muß auch hier der besonders hohe, mauerartig aus-

geprägte Protoconidvorderarm erwähnt werden, der hinsichtlich Merkmalsklasse A auch die M_2 dieser Art von denen des *Eu.atavus* zu unterscheiden erlaubt.

Die M_2 des *Eu.praecursor* zeigen eine bedeutend geringere Variabilität als die M_1 . Das Gros der Molaren ist ebenso gestaltet wie das der Möhren-13-Population, sodaß in diesem Bereich die Unterscheidung der beiden Arten nur statistisch getroffen werden kann.

Der zweithäufigste Merkmalstyp (Typ 5, 26%) unterscheidet sich von der ersteren dadurch, daß das linguale Vordercingulum zum Metaconid hin an Höhe zunimmt.

Sonderbildungen stellen die ausgebauchte Vorderseite des Merkmalstyps 6 (1%) und das stark reduzierte Lingualcingulum des Merkmalstyps 7 (5%) dar. Im letzteren Fall kommt die Struktur durch das weit nach vorne verlagerte Metaconid zustande, was zudem das fast völlige Fehlen des lingualen Vorderquertals zur Folge hat.

Die d r i t t e n U n t e r k i e f e r m o l a r e n von *Eu.atavus* sind ähnlich gestaltet wie die zweiten Molaren. Alle drei zu unterscheidenden Merkmalstypen der M_3 lassen sich auch bei den mittleren Molaren, wenn auch in anderen Häufigkeitsverteilungen, erkennen. So findet sich das Merkmal des Typs 2, das ebenso gestaltet ist wie das am zweithäufigsten auftretende des M_2 -Merkmalstyps 1, hier am seltensten (10%). Dagegen tritt das bis zum Hypoconidvorderabhang reichende Labialcingulum (Typ 3), das bei den M_2 bei nur 5% vorkommt, bei den M_3 bei 18% auf. Der Großteil der Molaren ist jedoch in beiden Zahntypen identisch strukturiert (Typ 4 bei den M_2 , Typ 4 bei den M_3).

Die dritten Unterkiefermolaren des *Eu.praecursor* zeigen in ihrem Zahnvorderteil die größte Konstanz aller ihrer

Zahntypen und Merkmalsklassen (Abb.53). Das Gros der Molaren ist ebenso strukturiert wie die M_2 und wie die beiden letzten Molaren des *Eu.atavus*. Der einzige Außenseiter zeigt das Merkmal des Typs 3, dessen labiales Vordercingulum bis zum Hypoconidvorderabhang verlängert ist.

Eu.incertus dagegen weist von den beiden anderen Arten unterscheidbare Strukturen im Zahnvorderteil auf. Alle fünf Exemplare sind - wie schon bei den ersten und mittleren Molaren - einem Merkmalstyp zuzurechnen. Das linguale Vordercingulum steigt zum Metaconid hin etwas an, sodaß das breite vordere Quertal abgeschlossen ist. Das labiale Cingulum baucht etwas nach vorne aus, erreicht aber nicht den relativ weit nach hinten versetzten Protoconidfuß. Das dazwischenliegende Quertal nimmt nahezu den Charakter einer dem labialen Mittelquertal gleichbedeutenden Synklinale an. Der Protoconidvorderarm zeigt auch bei den M_3 den Habitus eines hohen, steilwandigen Grates. Seine Verbindungsstelle mit dem Vordercingulum weist, im Unterschied zu den mittleren Molaren, keine Vorwölbung oder Anschwellung auf.

Z u s a m m e n f a s s u n g : *Eu.atavus* variiert bei den M_1 , M_2 und M_3 morphologisch in etwa dem gleichen Masse und am geringsten von allen Merkmalsklassen. Die M_1 sind größtenteils sehr "modern" gestaltet, über die Entwicklungshöhe der M_2 und M_3 dieser Art läßt sich keine Aussage treffen. Die im Kiefervorderteil große morphologische Variabilität des *Eu.praecursor* nimmt nach hinten schnell ab. Während die M_1 dieser Art "urtümlicher" gestaltet sind als die des *Eu.atavus*, zeigen die zweiten und dritten Molaren größtenteils dieselben Strukturelemente wie die Art aus Möhren 13. *Eu.incertus* läßt sich in allen Fällen wegen der mauerartigen Gestalt seines Protoconidvorderarms gut von den anderen Arten unterscheiden.

3.2.1.2. Die Verbindungen und Konstellationen von Metaconid und Protoconid

Mit Ausnahme der ersten unteren Molaren von *Eu.atavus* weist diese Merkmalsklasse in beiden Populationen die größte morphologische Streuung auf, wobei jedoch die Variabilität der Molaren von *Eu.atavus* bedeutend kleiner ist als die des *Eu.praecursor*. Bei *Eu.atavus* nimmt sie in der Zahnreihe nach hinten auf das Doppelte zu, während sie bei *Eu.praecursor* bei den vorderen und mittleren Molaren gleich ist und die M_3 weniger streuen.

Das Maximum der ersten Unterkiefermolar (Abb.55) von *Eu.atavus* liegt im "modernsten" Merkmalstyp (Typ 14, 42%). Dieser zeichnet sich durch einen vollständig vorwärts gerichteten Vorjochgrat aus, der bereits im Protoconidvorderarm inseriert, obwohl ein bogig auf den Metaconidgipfel zeigender Protoconidhinterarm noch auf das ehemalige "alte" Vorjoch hinweist.

Ebenfalls relativ häufig (26%) finden sich Exemplare, bei denen die Entwicklung des proversen Metalophids noch nicht so weit fortgeschritten ist, da das Protoconid mit dem Metaconid in gleichem Maße durch ein "altes" und ein "neues" Vorjoch verbunden ist (Typ 13).

Die letzten beiden Merkmalstypen von *Eu.atavus* unterscheiden sich nur geringfügig voneinander (Typ 9, 12). Beiden ist die Gestalt des Metalophids gemeinsam, das sich bereits von der Rückwärts- zur Vorwärtsrichtung gewendet hat, jedoch noch sehr kurz ist. Ihm wird von der Protoconidvorderspitze ein ebenso kurzer Schmelzsporn entgegengesendet. Der einzige Unterschied zwischen den beiden Merkmalstypen besteht in der Gestalt des Protoconidhinterarms, der bei 19% der Exemplare bogig auf den Metaconidgipfel zeigend am Fuße des Hügels endigt (Typ 9), bei 12% kurz ist und nach hinten-innen zeigt (Typ 12).

Die M_1 des *Eu.praecursor* aus Gaimersheim verhalten sich hinsichtlich dieser Merkmalsklasse nicht ganz so "modern" wie die ebengenannte Art. Zwar finden sich auch hier Exemplare mit dem proversen, den Protoconidvorderarm erreichenden Metalophid (Typ 14, 4%), doch zeigt der Großteil etwas "urtümlichere" Merkmale (Typ 10, 62%): Das Metaconid sendet dabei einen deutlich proversen Grat in Richtung Protoconidvorderarm, zu einer Verbindung zwischen den beiden kommt es jedoch nicht.

Bei den ersten Unterkiefermolaren des *Eu.praecursor* lassen die Merkmalstypen deutlich die von SCHAUB (1925) postulierte Widerspiegelung der phylogenetischen Entwicklung eines Merkmals erkennen. Die sukzessive "Drehung" des Metalophids von der Rückwärts- zur Vorwärtsrichtung bzw. die Rückbildung des "alten" und die gleichzeitige Neubildung des "neuen" Metalophids ist anhand der insgesamt elf Merkmalstypen zu verfolgen. Im "ursprünglichsten" Fall (Typ 2) inseriert das Metalophid nach stark retroversen Verlauf relativ weit hinten am Protoconidhinterarm und läßt noch keinerlei Anzeichen eines in Bildung befindlichen "neuen" Vorjochs erkennen.

Auch die ersten Molaren des *Eu.uncertus* gehören hinsichtlich der Merkmalsklasse B größtenteils (80%) einem sehr "urtümlichen" Merkmalstyp an (Typ 1), dessen Metalophid noch weiter hinten am Protoconidhinterarm inseriert als das des "urtümlichsten" *praecursor*-Typs. Eines der insgesamt nur fünf Exemplare des *Eu.uncertus* läßt zusätzlich zu dem "alten" noch ein kurzes, proverses, "neues" Vorjoch erkennen (Typ 4).

Grundsätzlich sind also die ersten Unterkiefermolaren im Bereich der Vorderhügel unterschiedlich gestaltet, wenngleich auch bei *Eu.atavus* und *Eu.praecursor* zwei Merkmalstypen gemeinsam vorkommen (Typ 13, 14). *Eu.atavus* er-

scheint in einem "moderner" gestalteten Habitus, da bei fast der Hälfte aller Exemplare die "Drehung" des Metalophids bereits abgeschlossen ist. Auch die "urtümlich" gestalteten Vertreter zeigen bei dieser Art zumindest eine proverse Tendenz des Vorjochs. Das Gros des *Eu.praecursor* steht vom Entwicklungsgrad her nur wenig höher als die "altertümlichsten" des *Eu.atavus*, während der Rest der M_1 von *Eu.praecursor* von nur wenigen Exemplaren abgesehen noch "altertümlicher" strukturiert ist. Die wenigen Vertreter des *Eu.incertus* lassen im Bereich der Vorderhügel den geringsten Grad an "Modernität" erkennen, da Vierfünftel das stark retroverse Vorjoch aufweisen.

Die stärker als die M_1 variierenden z w e i t e n Oberkiefermollaren der Population von Möhren 13 scheinen die These SCHAUB's (1925), nach der der M_1 als der "konservativste" zu bezeichnen sei, zu bestätigen: bereits 93% aller Exemplare besitzen das im Protoconidvorderarm mündende Metalophid (gegenüber 42% bei den M_1). Mehr als die Hälfte (52%) gehört dem Merkmalstyp 9 an, dessen Vorjoch weit vorn im Protoconidvorderarm mündet. Der Protoconidhinterarm endet frei im mittleren Quertal in der Nähe der Lingualseite. Er erinnert in keinerlei Hinsicht mehr an das "alte" Metalophid, sondern ist als selbständiges Strukturelement anzusehen.

Die "ursprünglichste" Verbindung findet sich bei einem Exemplar (1972 XI 49), das das Metaconid über ein "altes" und ein "neues" Vorjoch mit dem Protoconid verbunden hat.

Am zweithäufigsten trifft man den Merkmalstyp 5 an (18%), wo das Vorjoch im oberen Teil leicht nach hinten weist, dann aber nach vorne schwenkt, um im Protoconidvorderarm zu münden. Der Protoconidhinterarm ist hier ziemlich kurz und weist gerade nach hinten-innen.

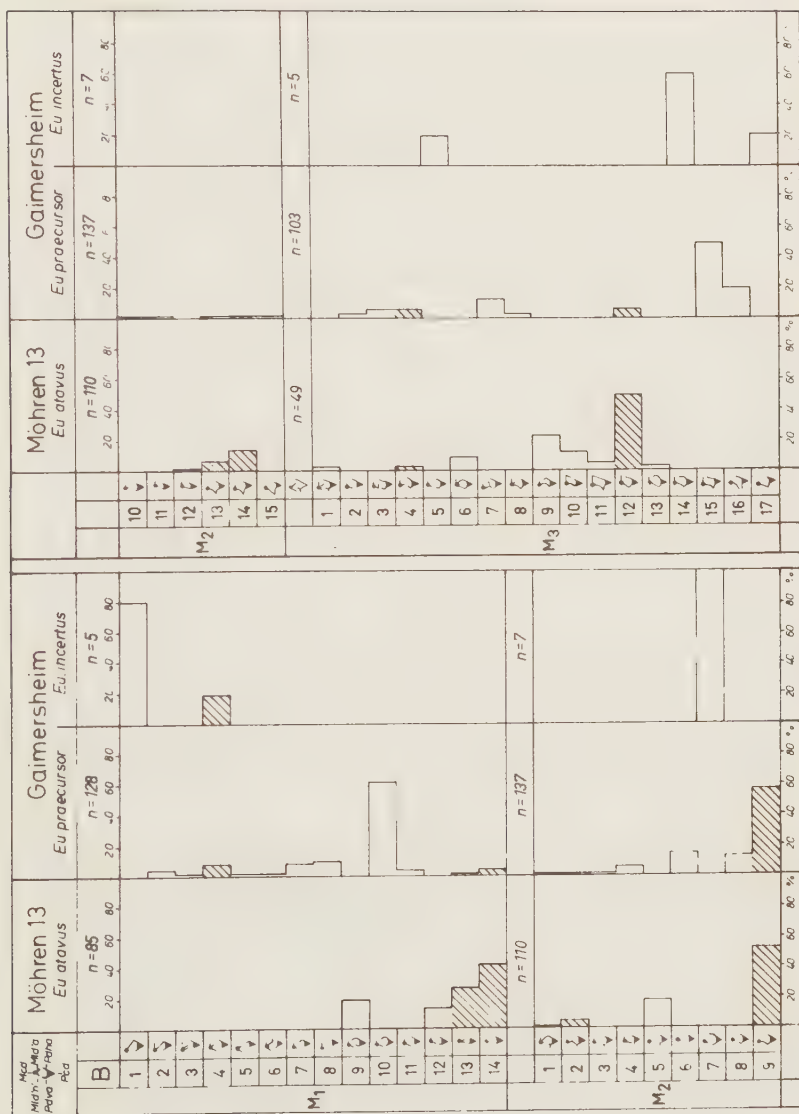


Abb. 55: Verbindungen und Konstellationen von Metaconid und Protoconid bei den Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13), *Eu. praecursor* (Gaimersheim) und *Eu. incertus* (Gaimersheim). Vergleich der Häufigkeitsverteilungen. Schraffiert: Merkmalstypen, die bei mehr als einer Art vorkommen.

Zwei weitere in ihrem Habitus ungewöhnliche Metallophide seien noch genannt (Typ 13, 14), die mit insgesamt 2 am zweithäufigsten vorkommen: Die Vorderhügel liegen sich hier nicht auf der Querachse gegenüber, sondern sind gegeneinander verschoben, wobei das Metaconid weiter vorne liegt als das Protoconid. Das Metallophid dieser Merkmalstypen zeigt erst transversal auf die Vorderspitze des Protoconidhalbmondes, wendet sich dann abrupt nach vorne und inseriert sehr weit vorne an der Verbindungsstelle des Protoconidvorderarms mit dem Vordercingulum. Die Protoconidhinterarme der beiden Merkmalstypen endigen frei, nur bei Merkmalstyp 13 wird ein sehr kurzer Sporn, der am Ende des Protoconidhinterarms nach vorne-innen zeigt, sichtbar. Diese beiden Merkmalstypen stellen die "modernste" Form der Merkmalsklasse B des *Eu.atavus* dar.

Die zweiten Unterkiefermolaren des *Eu.praecursor* weisen zwar nicht ganz so viele Individuen mit proversem Metallophid auf, doch ist die Häufigkeit der "modernen" Form gegenüber den M_1 mehr als zwanzigmal so groß (M_1 4%, M_2 89%). Die Großzahl der Molaren ist demselben Merkmalstyp zuzurechnen wie die Großzahl der Vertreter des *Eu.atavus* (Typ 9, 58%). Doch zeigen die in ihrer Häufigkeit an den nächsten Plätzen stehenden Merkmalstypen einen Habitus, der bei *Eu.atavus* nicht zu finden ist.

Bei dem zweit- und dritthäufigsten Merkmalstyp (Typ 6, 8) mündet das Metallophid nach leicht proversem Verlauf etwas von der Vorderspitze des Protoconidhalbmondes entfernt im Protoconidvorderarm. Der Protoconidhinterarm ist dagegen unterschiedlich gestaltet: bei Merkmalstyp 6 (13%) endet er am Fuße des Metaconids, bei Merkmalstyp 8 hat er sich ganz vom Metaconid gelöst, weist aber in seinem kurzen Verlauf noch andeutungsweise auf das Metaconid hin (11%).

Die restlichen Vertreter (18%) gehören weiteren neun

Merkmalstypen an, die größtenteils "altertümlich" gestaltet sind (Typ 1 - 4).

Die sieben Vertreter des *Eu. incertus* sind im Bereich der Vorderhügel alle gleich strukturiert (Typ 7). Alle Grat-Strukturelemente wie Metalophid, Protoconidvorder- und Protoconidhinterarm sind hoch und steilwandig. Das Vorjoch verliert zum Protoconid hin nur wenig an Höhe und mündet nach gerad-proversem Verlauf im Protoconidvorderarm. Der Protoconidhinterarm zeichnet sich durch die fast geometrische Gestalt aus: er verläßt den Protoconidhalbmond in demselben Winkel wie der Protoconidvorderarm, wendet auf derselben Höhe, in der die Insertionsstelle des Metalophids im Protoconidvorderarm liegt, in transversale Richtung um und läuft bis fast zur Zahnkante hin (an der Umbiegestelle zweigt der Längsgrat nach vorne ab, sodaß auch hier wieder eine gewisse Symmetrie mit dem Protoconidvorderarm gegeben ist).

Eu. praecursor aus Gaimersheim kann man also statistisch gesehen als "altertümlicher" als *Eu. atavus* bezeichnen, obwohl das Gros der Exemplare demselben Merkmalstyp angehört wie *Eu. atavus*. Zwar finden sich bei beiden Arten sowohl Merkmalstypen die "altertümlicher", als auch Merkmalstypen, die "fortschrittlicher" als der Hauptmerkmalstyp 9 sind, doch liegt bei *Eu. praecursor* der Schwerpunkt hier bei den "altertümlicheren" Formen, während *Eu. atavus* mehr "moderne" Merkmale zeigt. *Eu. incertus* läßt sich im Bereich der Vorderhügel besonders durch die gratförmige Ausbildung der Strukturelemente von den beiden anderen Arten unterscheiden.

Die d r i t t e n U n t e r k i e f e r m o l a r e n des *Eu. atavus* variieren hinsichtlich der Merkmalsklasse B in der Zahnreihe am stärksten und auch am stärksten aller Zahntypen und Merkmalsklassen überhaupt (Abb.53).

Zudem weisen hier die meisten aller Exemplare ein "neues" Metalophid auf, mehr als bei den M_2 , sodaß die SCHAUB'sche Hypothese vom "modernsten, hinteren Unterkiefermolaren" bestätigt scheint.

Fast die Hälfte (48%) aller Vertreter des Eu.atavus ist signifiziert durch ein in seinem gesamten Verlauf prover-ses Metalophid, das im Protoconidvorderarm mündet und so-mit "moderner" strukturiert ist als der Merkmalstyp der M_2 , dem das Gros der M_2 angehört. Der Protoconidhinterarm ist halblang und verläuft gerade auf die Lingualseite des Zahnes zu (Typ 12).

Mit 21% am zweithäufigsten findet sich ein im Oberteil retroverses, dann aber provers in der Protoconidvorder-spitze inserierendes Metalophid (Typ 9). Der Protoconid-hinterarm weist hier kurz nach hinten-innen, sein Ende entsendet dann aber einen kurzen Sporn auf das Metaconid zu, der den Metaconidfuß jedoch nicht erreicht.

Der bei den M_2 "altertümlichste" Merkmalstyp 1, der sich durch ein "altes" und ein "neues" Vorjoch auszeichnet, ist auch bei den M_3 des Eu.atavus wiederzufinden (Typ 6). Er tritt hier sogar eigentümlicherweise etwas häufiger auf (8%) als bei den zweiten Unterkiefermolaren (1%).

Eine weitere Eigentümlichkeit besteht darin, daß trotz des "modernereren" Habitus des Großteils der M_3 , Exemplare zu finden sind, die "altertümlicher" gestaltet sind als die "altertümlichsten" der zweiten Unterkiefermolaren. So tre-ten Exemplare auf, die gleichzeitig ein "altes" und ein "neues" Vorjoch aufweisen, die beide nicht in Konnex mit dem Protoconid stehen und wo dem "neuen" Metalophid vom Protoconidvorderarm ein kurzer Schmelzsporn entgegenge-sendet wird (Typ 1, 2%). Andere Exemplare (Typ 4, 2%) weisen ein kurzes, transversal auf das Protoconidzentrum zulaufendes Metalophid auf, dem ebenfalls vom Protoconid-

vorderarm ein kurzer Sporn entgegenragt.

Als Sonderbildungen seien noch die bis zur Lingualseite verlängerten Protoconidhinterarme der Merkmalstypen 10 (12%) und 11 (4%) genannt.

Die M_3 des Eu.praecursor zeigen einen Hauptmerkmalstyp, der etwas "moderner" als der Hauptmerkmalstyp des Eu. atavus gestaltet ist (Typ 15, 49%), wenn man als Gradmesser für die "Modernität" der Vorderhügel betrachtet, wie weit vorne das Metalophid im Protoconidvorderarm inseriert und wie stark sich der Protoconidhinterarm vom Metaconidhügel gelöst hat. Zwar verläuft das Metalophid in seinem oberen Teil noch transversal und wendet sich erst im unteren Drittel nach vorne um, doch liegt die Insertionsstelle des Vorjochs im Protoconidvorderarm um einiges weiter vorne als bei Eu.atavus, nämlich in der Verbindungsstelle des Protoconidvorderarms mit dem Vordercingulum. Der Protoconidhinterarm konnektiert nicht mit dem Metaconidhügel, sondern ist sogar etwas nach hinten gebogen.

Diesem Merkmalstyp ähnlich ist der Merkmalstyp, der am zweithäufigsten auftritt (Typ 16, 19%). Er unterscheidet sich von dem vorgenannten Typ darin, daß das Metalophid innerhalb der Verbindungsstelle des Protoconidvorderarms mit dem Vordercingulum im lingualen Vordercingulum mündet. Bei diesem, wie auch bei dem vorgenannten Merkmalstyp haben die Vorderhügel eine etwas andere Lagebeziehung zueinander als bei den anderen Merkmalstypen: die Vorderhügel liegen sich nicht auf der Querachse gegenüber, sondern sind gegeneinander versetzt, wobei das Metaconid weiter vorne liegt als das Protoconid.

Die restlichen 32% der Vertreter des Eu.praecursor gehören weiteren sechs Merkmalstypen an, die deutlich die "Drehung" des Metalophids von der Rückwärts- zur Vorwärtsrichtung dokumentieren (Typ 2 - 4, 7, 8, 12). Auf eine nähere Be-

schreibung aller dieser Merkmalstypen soll hier nicht näher eingegangen werden, doch sei kurz noch der Merkmalstyp 7 (11%) erwähnt, der eigentümlich gestaltet ist. Die Vertreter dieses Merkmalstyps weisen ein im oberen Teil retroverses Vorjoch auf, das im unteren Teil provers verlaufend relativ weit vorne am Protoconidvorderarm inseriert. Von der Stelle, an der das Metalophid seinen Lauf ändert, geht ein Sporn aus, der nach hinten-innen weist, aber den hier geraden und fast die Lingualseite erreichenden Protoconidhinterarm nicht erreicht.

Die fünf M_3 des *Eu. incertus* verteilen sich über drei Merkmalstypen und zeigen so eine etwas ungewöhnlich große morphologische Variabilität. Ihr gemeinsames Charakteristikum ist wiederum der mauerartige Habitus der Grate und Grätchen.

Drei der Exemplare zeigen eine den M_2 ähnliche, symmetrische Struktur (Typ 14). Das Metalophid mündet nach proversem Verlauf relativ weit vorne am Protoconidvorderarm, der in demselben Winkel den Hügel verläßt wie der Hinterarm. Der Protoconidhinterarm weist bis zu der Höhe, wo im Vorderarm das Metalophid mündet, nach hinten-innen, schwenkt dann an der Mündungsstelle des Längsgrates um und verläuft transversal.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Die morphologische Variabilität nimmt bei *Eu. atavus* nach hinten zu, bei *Eu. praecursor* ab. Nimmt man das proverse Metalophid als Gradmesser für die "Modernität" der Verbindungen und Konstellationen von Meta- und Protoconid, so scheint sich die SCHAUB'sche These zu bestätigen, nach der der M_1 den "Konservativsten" Zahntyp der Zahnreihe darstellt. Der Modernitätsgrad nimmt dabei bei *Eu. praecursor* vom M_3 zum M_1 in sehr viel stärkerem Maße ab als bei *Eu. atavus*. Diese Tatsache bestätigt sich auch durch Folgendes: Während bei den M_3 von *Eu. praecursor*

cursor das Häufigkeitsmaximum einem deutlich "moderner" gestalteten Merkmalstyp als das des *Eu.atavus* angehört, zeigen beide Arten bei den zweiten Unterkiefermolaren denselben Grad an "Modernität". Dagegen liegt das Maximum der M_1 des *Eu.praecursor* in einem gegenüber dem *Eu.atavus* alternativeren gestalteten Merkmalstyp. Auch *Eu.uncertus* scheint die SCHAUB'sche These zu bestätigen, da die ersten Unterkiefermolaren noch das "alte" Metalophid, die zweiten und dritten aber größtenteils das "neue" Metalophid aufweisen, wobei das Vorjoch der letzten Molaren deutlich "moderner" gestaltet ist als das der M_2 .

3.2.1.3. Die Strukturelemente der mittleren Quertäler

Die mittleren Quertäler der unteren Molaren lassen auf den ersten Blick keinerlei Tendenzen der "Merkmalsumbildung" erkennen (Abb.56). Daher trifft die Aufeinanderfolge der Merkmalstypen in der Abbildung auch keinerlei Wertung hinsichtlich des Entwicklungsgrades. Bei der Population von Möhren 13 wie bei der von Gaimersheim (*Eu.praecursor*) zeigen die M_3 eine geringere morphologische Variabilität als die M_1 . Die M_2 der beiden Populationen dagegen verhalten sich unterschiedlich: bei *Eu.atavus* variieren sie ebenso stark wie die M_1 , bei *Eu.praecursor* ist die Variabilität der M_2 die geringste der drei Zahntypen.

Bei den ersten Unterkiefermolaren des *Eu.atavus* verläuft der Längsgrat vom Hypoconid ausgehend meist nach vorne-außen gerichtet auf die Protoconidhinterseite zu. Er nimmt dabei ständig an Höhe ab und endet meist noch vor dem Protoconidhinterabhang oder ist nur oberflächlich mit ihm verbunden. Die einzige Variationsmöglichkeit ergibt sich durch die Gestalt und die Anzahl der Längsgratquerelemente. In etwa demgleichen Maße weist *Eu.atavus* allein das Mesolophid (Typ 10, 11) oder

das Mesolophid in Gesellschaft des Ectomesolophids auf (Typ 2, 3, 5). In allen diesen Fällen entspringen die beiden Strukturelemente in der Mitte des Längsgrates; der Winkel, den sie miteinander oder mit dem Längsgrat bilden kann jedoch unterschiedlich sein. Bei 34% der Molaren verlassen beide den Längsgrat rechtwinkelig und sind ziemlich kurz, während bei insgesamt 10% das Ectomesolophid nach vorne-außen weist. Beim Gros der Molaren fehlt das Ectomesolophid (Typ 10, 11) und bei nur einem Prozent läßt sich ein zweites Quergrätchen erkennen, das den Längsgrat rechtwinkelig verläßt und vor dem kurzen Mesolophid liegt (Typ 12).

Die M_1 von *Eu.praecursor* variieren im Bereich der mittleren Quertäler etwas stärker. Das Häufigkeitsmaximum liegt in einem Merkmalstyp, der sich bei *Eu.atavus* nicht findet. Das signifikanteste Merkmal dieses Typs ist das nur undeutlich und breit angelegte, halblange Mesolophid, das transversal zur Lingualseite weist. Ihm diametral entgegengesetzt zieht ein ebenfalls halblanges Ectomesolophid den Labialhang des Längsgrates hinab. Der Längsgrat zeigt denselben Verlauf wie bei *Eu.atavus*.

Auch der Merkmalstyp, der bei *Eu.atavus* am häufigsten zu finden ist, kommt bei *Eu.praecursor* vor (Typ 11, 19%), ebenso wie sich auch der Merkmalstyp mit den beiden kurzen, den Längsgrat an derselben Stelle rechtwinkelig verlassenden Querelementen erkennen läßt (Typ 5, 18%). Diesem Typ ähnlich ist der Merkmalstyp 4 (12%), der sich von dem vor genannten nur dadurch unterscheidet, daß das Ectomesolophid deutlich länger ist.

Als Sonderbildungen sind die Merkmale der Merkmalstypen 1, 8, 13, 15, 16) zu bezeichnen, die - mit Ausnahme des Merkmalstyps 8 - alle einen entweder zur Lingualseite hin (Typ 13, 16) oder einen zur Labialseite hin geknickten Längsgrat (Typ 15) aufweisen. Bei Merkmalstyp 1 ent-

sendet der Längsgrat, der vom Hypoconid ausgehend einmal zur Labialseite und einmal zur Lingualseite hin geknickt ist, an verschiedenen Stellen des Längsgrates die beiden Querelemente. Merkmalstyp 8 stellt ein anderes Exotikum dar, da bei ihm das Ectomesolophid bogig auf den Hypoconusvorderabhang zuläuft.

Die einfachste Form der Hypoconid-Protoconid-Verbindung findet sich in Merkmalstyp 16 (4%), wo der Längsgrat zur Lingualseite hin schwach ausgebaucht ist und das Mesolophid durch eine kleine Anschwellung der Längsgratmitte angedeutet ist.

Allgemein finden sich also bei insgesamt 84% aller Vertreter des *Eu.praecursor* ein Mesolophid und ein Ectomesolophid, die beide bei nur 44% des *Eu.atavus* vertreten sind.

Eu.uncertus läßt in den meisten Fällen (60%) einen streng longitudinal verlaufenden Längsgrat erkennen und bei insgesamt 80% die beiden, den Längsgrat rechtwinkelig verlassenden Querelemente. In einem Fall fehlt das Mesolophid vollständig, während das Ectomesolophid vorhanden ist (Typ 14).

Die zweiten Unterkiefermolaren sind morphologisch ähnlich gestaltet wie die M_1 . Die meisten Vertreter des *Eu.atavus* gehören dem Merkmalstyp 6 (36%) an, der sich bei *Eu.praecursor* nicht findet. Er ist gekennzeichnet durch einen geraden Längsgrat, der genau longitudinal verläuft und in seiner Mitte ein halblanges Mesolophid zur Lingualseite hin entsendet. Ein Ectomesolophid ist nicht vorhanden.

Bei den restlichen Exemplaren (64%) findet sich der vom Hypoconid nach vorne-außen zum Protoconidhinterabhang absteigende Längsgrat, der entweder beide (31%) oder nur das linguale Querelement (33%) entsendet.

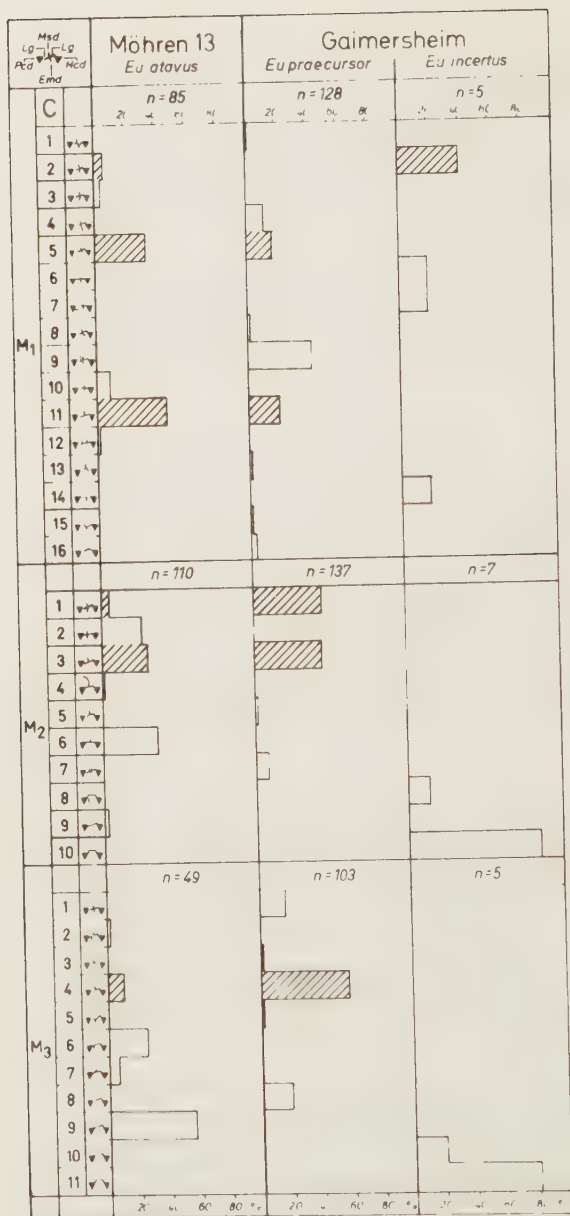


Abb. 56:
Strukturelemente der
mittleren Quertäler
der Unterkiefermola-
ren von *Eu. atavus*
(Möhren 13), *Eu. prae-*
cursor (Gaimersheim)
und *Eu. incertus* (Gai-
mersheim. Vergleich
der Häufigkeitsver-
teilungen. Schraf-
fiert: Merkmalstypen,
die bei mehr als ei-
ner Art vorkommen.

Die einfachste Längsverbindung weist der Merkmalstyp 9 (2%) auf, der jegliche Querstrukturen des Längsgrates vermissen läßt.

Eine Sonderbildung findet sich in Merkmalstyp 4, dem ein Exemplar zuzurechnen ist (1972 XI 50), dessen Mesolophid ungewöhnlich gestaltet ist: das Mesolophid läuft anfangs rechtwinkelig vom Längsgrat ausgehend auf die Lingualseite zu, biegt dann nach vorne um und erreicht den Metacoenidgipfel.

Die M_2 von *Eu.praecursor* sind im Bereich der mittleren Quertäler ähnlich gestaltet wie die Vertreter des *Eu.atavus*, jedoch findet sich nicht der bei *Eu.atavus* häufig vertretene, longitudinale Längsgrat. Bei *Eu.praecursor* weisen alle Exemplare den nach vorne-außen weisenden Längsgrat auf, von dem mit gleicher Häufigkeit (45%) entweder nur das Mesolophid oder beide Querelemente ausgehen (Typ 3, 1). Als neue Variationsmöglichkeiten lassen sich nur zwei erkennen: das breite, von einer Verdickung des Längsgrates ausgehende Mesolophid (Typ 7, 9%), das schon bei den M_1 zu finden war (Typ 9, 42%), und der geknickt verlaufende Längsgrat, der an der Knickstelle das Mesolophid entsendet (Typ 5, 1%).

Eu.incertus zeigt bei den M_2 im Bereich der mittleren Quertäler Strukturen, die sich bei den anderen beiden Arten nicht finden lassen. Der Längsgrat ist unverkennbar gestaltet und erlaubt nahezu am besten aller Zahnbereiche die Unterscheidung von anderen Arten. Wie alle gratförmigen Elemente des Zahnvorderteils zeigt auch er den hohen, steilwandigen Habitus. Zudem nimmt er vom Hypoconid zum Protoconid einen anderen Verlauf als die beiden anderen Arten: er weist vom Hypoconid ausgehend erst nach vorne innen - symmetrisch zum Protoconidhinterarm -, wendet sich aber nach dem ersten Drittel bereits um und verläuft lon-

gitudinal, um im Protoconidhinterarm zu münden. Ein Mesolophid ist nicht zu finden (Typ 8, 10). Lediglich bei einem Exemplar findet sich eine zusätzliche Struktur: ein eng an den Protoconidhinterarm geschniegenes, aber vom Längsgrat gelöstes Element.

Bei den d r i t t e n U n t e r k i e f e r m o l a - r e n von *Eu. atavus* finden sich teilweise ebenso strukturierte mittlere Quertäler wieder wie bei den M_2 . Besonders zwei Merkmalstypen seien hier genannt: der Merkmalstyp 4 der M_3 , der dem Typ 3 der M_2 entspricht und der bei den M_3 seltener auftritt als bei den zweiten Unterkiefermolaren, sowie der Merkmalstyp 9 (ebenfalls Typ 9 bei den M_2), der bei den letzten Molaren sehr viel häufiger zu finden ist als bei den M_2 und am häufigsten aller Merkmalstypen vorkommt (57%).

In allen Fällen weisen die letzten Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* den schräg nach vorne-außen verlaufenden Längsgrat auf. Querelemente zeigen nur 37% der Exemplare, wobei kein Längsgrat zu finden ist, bei dem an derselben Stelle Meso- und Ectomesolophid entspringen, wie das bei den ersten und mittleren Molaren so häufig der Fall ist. Lediglich bei einem Exemplar sind beide Querelemente zu erkennen. Hier geht jedoch das Ectomesolophid dicht hinter dem Protoconid vom Längsgrat ab, während das Mesolophid den Längsgrat kurz vor dem Hypoconid verläßt.

Die Mehrzahl der M_3 des *Eu. praecursor* verhalten sich diesbezüglich konträr: hier sind bei 79% der Exemplare Grätschen zu erkennen, die den Längsgrat rechtwinkelig verlassen, wobei der Längsgrat mit dem Mesolophid vorherrscht (Typ 4, 59%). Nur 20% der Vertreter des *Eu. praecursor* lassen derartige Elemente vermissen.

Die Vertreter des *Eu. incertus* sind auch bei den M_3 leicht

von den beiden anderen Arten zu unterscheiden. Die meisten der nur fünf Exemplare sind strukturell mit den zweiten Unterkiefermolaren identisch. Ein Exemplar erweist sich als ungewöhnlich gestaltet: dort verbinden sich Längsgrat und der sehr kurze Protoconidhinterarm nicht miteinander, sodaß eine schmale Verbindung zwischen labialem und lingualem Mittelquertal zustande kommt (Typ 10).

Z u s a m m e n f a s s u n g : Die Häufigkeit, mit der Meso- und Ectomesolophid ausgebildet sind, nimmt bei beiden Populationen in der Zahnreihe nach hinten ab, während in umgekehrter Richtung der Längsgrat ohne Querelemente zunimmt. Wenn daraus der Schluß gezogen werden darf, daß in demgleichen Maße, wie die kompliziertere Struktur der mittleren Quertäler von hinten nach vorne verschwindet, sich die neue, einfache durchsetzt, so müßte *Eu.praecursor* im Vergleich zu *Eu.atavus* als "urtümlicher" bezeichnet werden, denn dort findet sich weit häufiger der Längsgrat mit beiden Querelementen als bei der Population von Möhren 13, während der Längsgrat ohne Querelemente nur bei den letzten Unterkiefermolaren erscheint. *Eu.uncertus* unterscheidet sich deutlich von den beiden anderen Arten, da sein Längsgrat in der Gesamtanlage anders gestaltet ist.

3.2.1.4. Die Verbindungen und Konstellationen von Entocoonid und Hypoconid

Ähnlich wie die Merkmalsklasse D (Verbindungen und Konstellationen von Metaconid und Protoconid) verhält sich auch die hier zu besprechende Merkmalsklasse D. In beiden Fällen lassen sich Merkmalstypen erkennen, die es erlauben, eine logische Reihe zu bilden. Als Anordnungskriterium soll die von SCHAUB (1925) aufgestellte These dienen,

nach der sich auch das Hypolophid - wie das Metalophid - im Laufe der Zeit von der Rückwärts- zur Vorwärtsrichtung gedreht haben soll und nach der sich diese Drehung auch innerhalb einer Zahnreihe verfolgen lassen kann. Als "primitivstes" Hypolophid, dessen Existenz bis jetzt noch nicht nachgewiesen werden konnte, postulierte SCHAUB einen Grat, der in der Hypoconidhinterspitze mündet und dessen Rest der Hypoconidhinterarm sein soll.

Die morphologische Variabilität dieser Merkmalsklasse ist bei den Populationen von Möhren 13 und Gaimersheim unterschiedlich. Während bei *Eu.atavus* die Molaren in der Zahnreihe nach hinten immer weniger streuen, ist die Variabilität der ersten und der letzten Unterkiefermolaren des *Eu.praecursor* etwa gleich, während die M_2 fast doppelt so stark streuen.

Die ersten Unterkiefermolaren des *Eu.atavus* (Abb.57) sind zwar hinsichtlich des Verlaufs des Nachjochs als relativ "modern" zu bezeichnen, da das Nachjoch immer ziemlich weit vorne am Hypoconidvorderarm inseriert, sie weisen jedoch in allen Fällen einen mehr oder minder deutlichen Hypoconidhinterarm auf.

Bei drei Exemplaren (1972 XI 51, 52, 53) lassen sich deutliche Hinweise auf das "alte" Nachjoch erkennen. Bei zwei (1972 XI 51, 53) findet sich gleich stark ausgeprägt die "alte" und die "neue" Verbindung, wobei die "alte" vom Entoconidgipfel ab ein Stück stark retrovers verläuft, dann aber in transversaler Richtung in der Hypoconidhinterspitze inseriert. Das "neue" Hypolophid zieht transversal auf den Hypoconidvorderarm zu. Eine dünne Schmelzrippe markiert den labialen Teil des hinteren Zahnrandes. Das andere der drei Exemplare (1972 XI 52) läßt ein Entoconid erkennen, das rundherum isoliert erscheint, da die "alte" Hinterverbindung nicht mehr und die "neue" noch nicht her-

gestellt ist. Das kurze, vom Entoconidgipfel ausgehende Hypolophid deutet transversal auf das Hypoconidzentrum. Auch hier - ebenso wie bei den übrigen Vertretern des *Eu.atavus* - findet sich die vom Posterolophid zur hinteren Außenecke ziehende Schmelzrippe. Würde nicht dieses Exemplar dagegensprechen, so hätte der den Entoconidgipfel erreichende Hypoconidhinterarm auch als erneute Verkomplizierung des Zahnhinterteils angesehen werden können.

Die übrigen *Eu.atavus*-Molaren unterscheiden sich lediglich in Richtung und Länge des Hypoconidhinterarms. Als häufigste Form (81%) findet sich ein kurzer bis halblanger Hypoconidhinterarm, der auf das Entoconid hingebogen ist (Typ 4, 5). In diesen Fällen zweigt der Hinterarm an der Hypoconidhinterspitze ab. Nur bei 2% (Typ 9) liegt die Gabelungsstelle weiter hinten. Etwa ein Siebentel der Molaren (15%) läßt einen Hypoconidhinterarm vollständig vermissen, deutet ihn aber durch eine Verdickung im Posterolophid an (Typ 8).

Die M_1 des *Eu.praecursor* sind hinsichtlich der Verbindungen von Entoconid und Hypoconid strukturell ähnlich gestaltet. Auch hier werden die meisten (49%) durch ein Hypolophid gekennzeichnet, das relativ weit vorne am Hypoconidvorderarm mündet. Der Hypoconidhinterarm ist lang und auf das Entoconid zu gebogen. Der labiale Zahnhinterrand wird durch eine dünne Schmelzrippe markiert (Typ 4).

Der Merkmalstyp 7 (38%), der sich in Möhren 13 nicht finden läßt, hebt das Zahnmaterial etwas von der anderen Art ab. Er zeichnet sich durch einen halblangen Hypoconidhinterarm aus, der auf das Posterolophid hin gebogen ist. Das "labiale Posterolophid" ist nur schwach angedeutet.

Auch bei *Eu.praecursor* finden sich Exemplare, deren Hypoconidhinterarm sich eng an das Posterolophid anschmiegt und wo sich kein "labiales Posterolophid" erkennen läßt

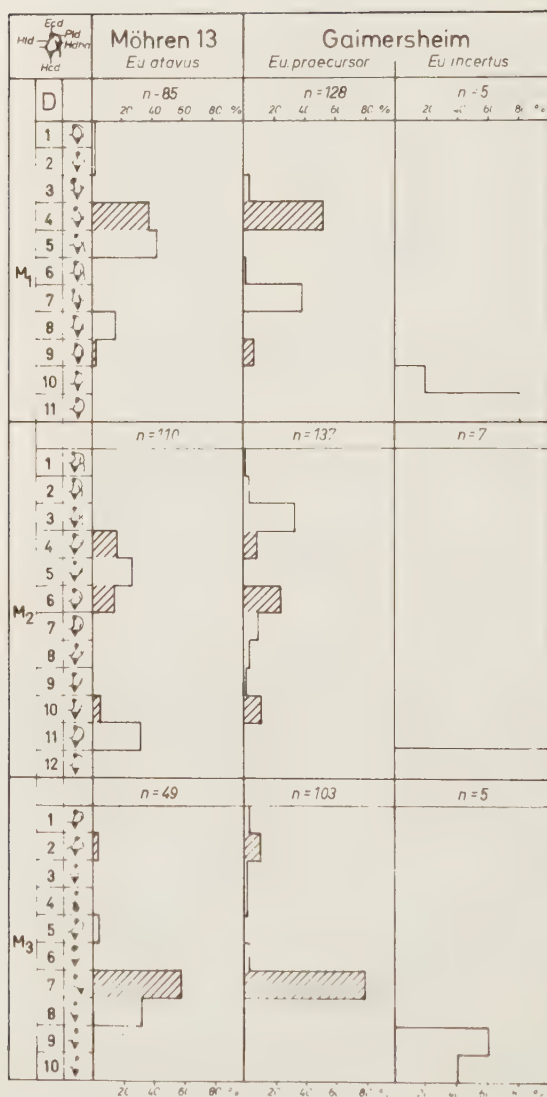


Abb.57:
Verbindungen und Konstellationen von Ento- und Hypoconid der Unterkiefermolaren von *Eu.atavus* (Möhren 13), *Eu.praecursor* (Gaimersheim) und *Eu.incertus* (Gaimersheim). Vergleich der Häufigkeitsverteilungen. Schraffiert: Merkmals-typen, die bei mehr als einer Art vorkommen.

(Typ 9, 6%).

Die ersten Unterkiefermolaren des *Eu. incertus* lassen sich auch im hintersten Zahnbereich wieder von den beiden anderen Arten unterscheiden. Bei allen fünf Vertretern ist das Hypolophid provers und mündet entweder in der Hypoconidvorderspitze (Typ 10, ein Exemplar) oder weiter vorne am Hypoconidvorderarm (Typ 11, vier Exemplare). Jedoch ist bei keinem Vertreter des *Eu. incertus* eine Andeutung eines Hypoconidhinterarms zu erkennen. Außerdem zeigen wieder alle den schon in den anderen Zahnbereichen beschriebenen, steilwandig-hohen Habitus der gratförmigen Elemente (Hypolophid, Hypoconidvorderarm und Posterolophid).

Eu. atavus und *Eu. praecursor* lassen sich also im Bereich des Zahnhinterteils nur statistisch unterscheiden. *Eu. atavus* scheint durch drei Exemplare die These SCHAUB's (1925) zu bestätigen, nach der sich das Hypolophid von der retroversen zur proversen Richtung gedreht haben soll. Beide Arten zeigen ansonsten in allen Fällen das im Hypoconidvorderarm mündende Hypolophid und meistens auch einen deutlichen Hypoconidhinterarm. *Eu. incertus* läßt keinerlei Andeutung eines Hypoconidhinterarms erkennen.

Die zweiten Unterkiefermolaren des *Eu. atavus* variieren strukturell nur wenig geringer als die M_1 , jedoch um einiges weniger als die M_2 des *Eu. praecursor* (Abb. 53). Exemplare ohne Hypoconidhinterarm treten sehr viel häufiger auf als bei den ersten Unterkiefermolaren (M_2 39%, M_1 15%). Auch das Hypolophid trägt "modernere" Züge, da seine Verbindungsstelle mit dem Hypoconidvorderarm noch weiter nach vorne verlagert ist als bei den M_1 .

Am häufigsten findet sich der Merkmalstyp 11 (33%), des-

sen Hypoconidhinterarm nur mehr als Anschwellung des Posterolophids zu erkennen ist. Auch das "labiale Posterolophid" fehlt bei diesem Merkmalstyp.

Der zweithäufigste Merkmalstyp (Typ 5, 27%) ist ähnlich gestaltet wie der Hauptmerkmalstyp, doch findet sich hier die schmale Schmelzrippe, die - wie auch bei den M_1 - den labialen, hinteren Zahnrand hinabzieht.

Die restlichen Exemplare weisen alle einen mehr oder minder langen Hypoconidhinterarm auf, der jedoch immer kürzer ist als bei den ersten Molaren.

Eu.praecursor läßt sehr viel häufiger einen deutlichen Hypoconidhinterarm erkennen (86%) als Eu.atavus (34%). Das Häufigkeitsmaximum liegt bei Merkmalstyp 3 (34%), ist jedoch nicht sehr deutlich ausgeprägt, da einem anderen Merkmalstyp (Typ 6) etwa ein Viertel aller Molaren angehört. Bei beiden ist das Hypolophid provers und inseriert relativ weit vorne am Hypoconidvorderarm. Unterschiede bestehen jedoch in der Gestalt des Hypoconidhinterarms, der bei Typ 3 weit hinten am Posterolophid abzweigt und sich diesem zuwendet, bei Merkmalstyp 6 jedoch in das hintere Quertal hineingebogen ist. Zudem läßt sich bei Typ 6 kein "labiales Posterolophid" erkennen.

Die restlichen Vertreter des Eu.praecursor unterscheiden sich von den vorgenannten i.a. nur durch die verschiedenen Gestalten und Längen des Hypoconidhinterarms, der sich auch so weit zurückgebildet haben kann, daß er nur mehr durch eine Verdickung des Posterolophids angedeutet wird (Merkmalstyp 10, 12%). Bei insgesamt 43% aller Exemplare läßt sich hier die Schmelzrippe vermissen, die den labialen, hinteren Zahnrand hinanzieht.

Während die "modernste" Form des Posterolophids der vorgenannten Arten immer noch Spuren des Hypoconidhinterarms

erkennen lassen, verläuft das Posterolophid des *Eu. incertus* in allen Bereichen gleich schmal und steilwandig, wobei es nur geringfügig an Höhe verlierend in weitem Bogen auf den Entoconidgipfel hinzieht. Bei allen sieben Exemplaren dieser Art ist das Hypolophid leicht nach vorne gebogen. Die Verbindungsstelle mit dem Hypoconidvorderarm befindet sich etwa ebenso weit vorne wie die der beiden anderen Arten.

Wie bei den M_1 , sind auch die M_2 im hinteren Zahnbereich sehr "modern" strukturiert, da sie keinerlei Reminiszenzen an einen Hypoconidhinterarm erkennen lassen. Demgegenüber verhält sich der Zahnhinterteil der beiden anderen Arten etwas "altertümlicher", denn es finden sich mindestens Andeutungen eines Hypoconidhinterarms, wobei *Eu. praecursor* dieses Strukturelement häufiger aufweist als *Eu. atavus* und somit als etwas "altertümlicher" gestaltet bezeichnet werden kann.

Die d r i t t e n U n t e r k i e f e r m o l a r e n variieren bei beiden Populationen (*Eu. atavus* und *Eu. praecursor*) weniger als die M_2 . Die Vertreter des *Eu. atavus* verteilen sich hinsichtlich ihrer Verbindungen zwischen Ento- und Hypoconid auf nur vier Merkmalstypen. Bei nur wenigen (4%) ist noch ein - wenn auch kurzer - Hypoconidhinterarm zu erkennen (Typ 2). Bei der gleichen Anzahl findet sich auch noch das "labiale Posterolophid" (Typ 5), das jedoch keine Verbindung mehr mit dem eigentlichen Posterolophid aufweist. Die allermeisten Vertreter des *Eu. atavus* (92%) lassen diese beiden Strukturen nicht mehr erkennen. Nicht einmal mehr eine Verdickung des Posterolophids läßt auf den Hypoconidhinterarm schließen.

Mehr als die Hälfte (59%) zeigt Hinterhügel, die diagonal gegeneinander versetzt sind, wobei das Entoconid weiter vorne liegt, sodaß das Hypolophid transversal auf den Hy-

poconidvorderarm zuläuft (Typ 7). Bei allen anderen Exemplaren liegen sich die Hinterhügel auf der Querachse gegenüber. Auch bei diesen mündet das Hypolophid im Hypoconidvorderarm, ist jedoch provers.

Eu.praecursor läßt noch bei insgesamt 17% einen kurzen Hypoconidhinterarm erkennen (Typ 1 - 3), der bei 3% mit einem Hypolophid vergesellschaftet ist, das in der Hypoconidvorderspitze inseriert (Typ 1). Die Mehrzahl allerdings (84%) verhält sich im Zahnhinterteil "moderner" und weist keinerlei Anzeichen eines Hinterarms auf (Typ 4, 6, 7).

Ein Vertreter des Eu.praecursor ist eigentümlich strukturiert (1952 II 3327): das Hypoconid hat einen runden Querschnitt, das Entoconid ist etwas reduziert. Von ihm geht eine dem Posterolophid ähnliche Struktur aus, die das Hypoconid jedoch nicht erreicht, sodaß das hintere Quertal an seinem labialen Ende einen Ausgang hat.

Ist das Verhalten des Eu. incertus bei den M_2 im Zahnhinterteil als "modern" zu bezeichnen und stimmt die These SCHAUB's, nach der die letzten Molaren im Unterkiefer die "modernsten" sind, so müßte die nächste Entwicklungsstufe des Posterolophids die sein, die sich bei den M_3 des Eu. incertus beobachten läßt: alle fünf Vertreter dieser Art weisen ein Posterolophid auf, das den Entoconidgipfel nicht erreicht (Typ 9, 10) und in zwei Fällen auch mit dem Hypoconid nicht mehr verbunden ist (Typ 10). Diese Annahme muß jedoch noch anhand eines reichhaltigeren Fundgutes bestätigt werden.

Merkmalstyp 9 (drei Exemplare) ist hinsichtlich Mesolophid etwas unerwartet gestaltet, da dieses nicht provers im Hypoconidvorderarm mündet, sondern in seinem Hauptteil transversal auf das Hypoconuszentrum zuläuft, dann nach vorne umbiegt und fast longitudinal im Hypoconusvorderarm mündet.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Es bestätigt sich, daß "neue" Merkmale immer zuerst bei den letzten Unterkiefermolaren erscheinen. Nimmt man als Gradmesser für die "Modernität" des hinteren Zahnbereiches das Fehlen des Hypoconidhinterarmes, so ist der *Eu. incertus* der "modernste", *Eu. praecursor* der "altertümlichste" der drei betrachteten Arten. Die "urtümlichsten" Merkmale finden sich bei den ersten Unterkiefermolaren des *Eu. atavus*. Sie scheinen zu bestätigen - was SCHAUB (1925) bereits angenommen hat -, daß sich das proverse Hypolophid aus einem in der Hypoconidhinterspitze mündenden Grat entwickelt hat. Die "modernste" Ausbildung des Zahnhinterteils findet sich bei *Eu. incertus*, da dieser bei allen drei Unterkiefermolaren Anzeichen eines Hypoconidhinterarms vermissen läßt.

3.2.2. Koppelungen von vier Merkmalen bei den Unterkiefermolaren

Es wurde bei der Bestimmung von Viererkoppelungsgruppen ebenso verfahren wie bei den Oberkiefermolaren (Kap. 3.1. 2.). Anders als bei den oberen Zähnen, wo die M^3 die geringste Anzahl an Koppelungsgruppen aufweist, zeigen bei den Unterkiefermolaren die letzten Kieferzähne beider Populationen (*Eu. atavus* und *Eu. praecursor*) mindestens eine dominierende Koppelungsgruppe, deren prozentuale Häufigkeit über der der anderen Molaren liegt. Es findet sich auch kein Zahntyp, der - wie bei den M^3 des *Eu. atavus* - keine Viererkoppelungsgruppe aufweist.

Als Unterschiede zwischen dem Koppelungsverhalten der Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* und *Eu. praecursor* sei die Tatsache erwähnt, daß auch hier die Vertreter der Gaimersheimer Art stärker variieren als die aus Möhren 13, was sich darin äußert, daß i.a. die Gruppen identisch strukturierter Molaren bei *Eu. praecursor* eine geringere prozentuale Häufigkeit aufweisen.

3.2.2.1. Erste untere Molaren

Die dominierende Koppelungsgruppe (9%) dieses Zahntyps hebt sich bei *E. a. t. a. v. u. s.* von den ihr folgenden nur wenig ab, da weitere 52% der Exemplare, die häufiger auftretende Merkmalsviererkombinationen aufweisen, dasselbe A-Merkmal (A_{10}) und weitere 31% dasselbe C-Merkmal (C_{11}) zeigen. Eine Kurzbeschreibung dieser Koppelungsgruppe, die sich durch die Merkmalsformel $A_{10} - B_{14} - C_{11} - D_5$ kennzeichnen läßt, lautet: Der Prälobus verlängert den Zahnhauptteil beträchtlich. Er ist langgestreckt und spitz und dem Zahnhauptteil symmetrisch vorgelagert. Das deutlich pointierte Anteroconid entsendet zur Labial- und zur Lingualseite hin etwa gleichlange Vordercingula. Der Protoconidvorderarm verbindet ihn longitudinal mit dem vorderen Ausenhügel (A_{10}). Das Protoconid liegt dem Metaconid auf der Querachse gegenüber. Beide sind durch das "modern" gestaltete, provers verlaufende Metalophid miteinander verbunden. Der Protoconidhinterarm ist kurz und auf das Metaconid hingebogen (B_{14}). Der Längsgrat läuft vom Hypoconid ausgehend nach vorne-außen gerichtet auf das Protoconid zu, endet jedoch noch vor dem Protoconidhinterarm. Etwa in der Mitte des Längsgrates entspringt rechtwinklig ein halblanges Mesolophid (C_{11}). Das Hypolophid ist ebenfalls "modern" gestaltet, da es provers in der Hypoconidvorderspitze inseriert. Von der Hypoconidhinterspitze geht ein kurzer Hypoconidhinterarm aus, der - ähnlich dem Protoconidhinterarm - auf den Entoconidgipfel hingebogen ist. Ein "labiales Posterolophid" umrahmt die Zahnhinterkante (D_5 , Abb.58).

Vergleicht man die nächstfolgenden Koppelungsgruppen miteinander, so fällt auf, daß insgesamt 40% deren Vertreter durch die beiden Merkmalstypen A_1 und C_{11} gekennzeichnet sind (weitere 9% dieser Zweierkoppelung treten bei den

restlichen, nur einzeln vorkommenden Merkmalskoppelungen auf). Diese 40% der Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* sind also im Zahnvorderteil und im Bereich der mittleren Quertäler einheitlich gestaltet, während sie in den Bereichen der Vorder- und Hinterhügel morphologisch variieren. Etwa in dem gleichen Maße sind diese Merkmale mit den Merk-

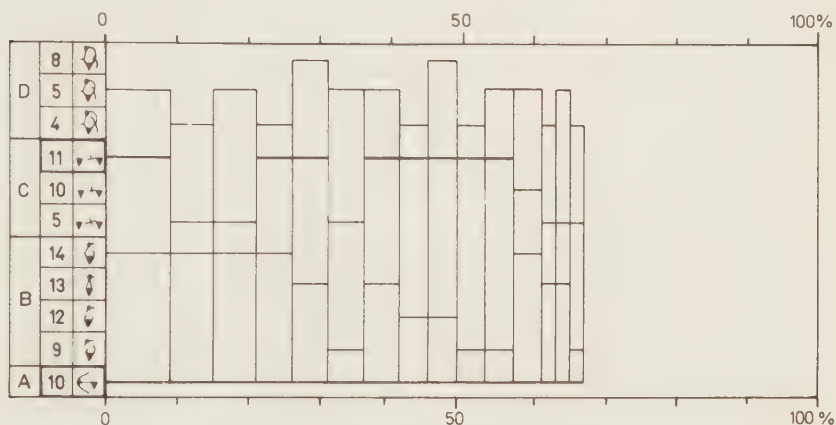


Abb. 58: Gruppen strukturell identischer, erster Unterkiefermolaren (Koppelungsvierergruppen) von *Eu. atavus* (Möhren 13). Freies Feld rechts: Merkmalsviererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalszeichnungen wie in den Abb. 54-57.

malstypen D_5 (18%) und B_{14} (14%) vergesellschaftet, doch auch D_4 (13%) findet sich häufig mit ihnen gekoppelt. Der Bereich der Vorderhügel streut diesbezüglich etwas stärker. Hier findet sich am häufigsten der Merkmalstyp B_{14} mit A_{10} und C_{11} gekoppelt.

Wie zu erwarten, finden sich bei den Viererkoppelungen, die bei jeweils nur einem Exemplar auftreten, dieselben Merkmalszweierverbindungen wieder, die schon bei den Viererkoppelungen häufiger traten. Als wichtigste seien folgende genannt, wobei besonders auf die Verbindung $A_{10}-B_{12}$ hingewiesen sein soll, die bei den Viererkoppelungen in nur 8% der Fälle, insgesamt jedoch bei 39% der Molaren

auftritt:

Koppelungstyp	prozentuale Anteile in	
	Vierererkoppelung	Zweierkoppelung
A ₁₀ - C ₁₁	40 %	49 %
A ₁₀ - D ₅	33 %	46 %
A ₁₀ - B ₁₄	30 %	42 %
A ₁₀ - D ₄	19 %	33 %
B ₁₄ - D ₅	19 %	22 %
C ₁₁ - D ₅	17 %	33 %
A ₁₀ - C ₅	17 %	33 %
A ₁₀ - B ₁₂	8 %	39 %

Zusammenfassend kann man also über die Merkmalsvierer-
koppelungen (Gruppen identisch strukturierter Molaren)
der M₁ von Eu.atavus bemerken: Die ersten Unterkiefermo-
laren des Eu.atavus zeigen eine sehr große Anzahl an Grup-
pen identisch strukturierter Molaren, doch läßt sich kei-
ne wirklich dominierende Gruppe erkennen. Fast die Hälfte
aller Molaren weist jedoch dieselben Strukturelemente der
mittleren Quertäler und dieselbe Gestalt des Zahnvorder-
teils auf. In den beiden anderen Zahnbereichen variieren
sie morphologisch mehr oder minder stark.

Bei den M₁ des E u . p r a e c u r s o r zeichnet sich
ein anderer Merkmalstyp als signifikant ab, erreicht je-
doch bei weitem nicht die Aussagekraft des signifikanten
Merkmals des Eu.atavus. Zudem ist die Anzahl der nur bei
jeweils einem Exemplar vorkommenden Vierererkoppelungen
doppelt so groß wie bei der Population von Möhren 13 und
die dominante Koppelungsgruppe mit nur 5% Häufigkeit sehr
klein. Es findet sich auch eine unverhältnismäßig große
Anzahl von Merkmalsvierererkoppelungen, die bei jeweils
zwei Vertretern des Eu.praecursor identisch sind. Es ist
daher nicht zulässig, aus diesen unübersichtlichen Gege-

benheiten Schlußfolgerungen zu ziehen, die den wahren Verhältnissen nahe kommen sollen. Daher sei lediglich auf einzelne Aspekte eingegangen.

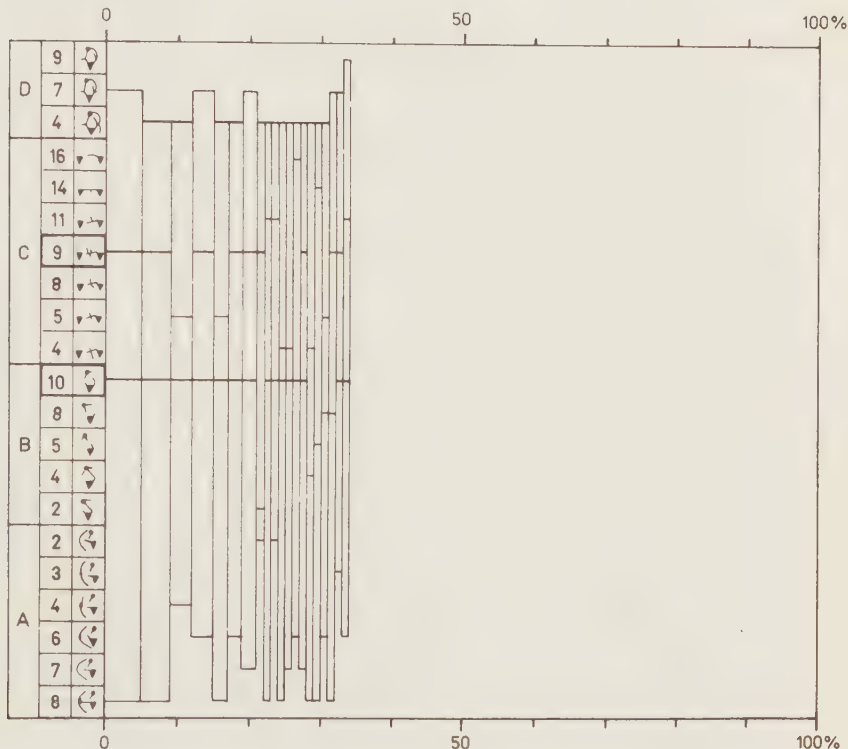


Abb. 59: Gruppen strukturell identischer, erster Unterkiefermolarer (Merkmalsviererkoppelungen) von *Eu. praecursor* (Gaimersheim). Freies Feld rechts: Merkmalsviererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalsbezeichnungen wie in den Abb. 54-57.

Am deutlichsten tritt der Merkmalstyp B_{10} hervor, mit dem nahezu ausschließlich die Merkmale der anderen Merkmalsklassen vergesellschaftet sind (Abb. 59), dies um so mehr, als auch weitere 33% der bei nur einem Exemplar zu finden-

den Koppelungen dieses Merkmal zeigen. Es ist etwa in dem gleichen Maße mit C_9 (18%) und D_4 (17%) vergesellschaftet, jedoch nur 7% aller Exemplare weisen alle drei gleichzeitig auf. Die Merkmalskoppelung mit der Formel $B_{10}-C_9-D_7$ zeigen 11% aller Vertreter des *Eu.praecursor*, obwohl ebenfalls nur 11% die Zweierverbindung $B_{10}-D_7$ signalisieren. Es scheint also, als wäre die Stärke der Koppelung $B_{10}-C_9-D_7$ stärker als die mit der Merkmalsformel $B_{10}-C_9-D_4$. Eine Kurzbeschreibung der ersteren lautet folgendermaßen: Die Gestalt des Prälobus variiert stark, am häufigsten findet sich ein abgerundeter Prälobus (5%), der den Hauptteil des Zahnes nicht sehr verlängert und ein deutliches Anteroconid aufweist (A_3). Das Metalophid verläuft pro-vers, es findet jedoch keine Verbindung mit dem Protoconidvorderarm. Da auch die "alte" Verbindung zwischen den beiden Vorderhügeln nur mehr durch einen Protoconidhinterarm ausgebildet ist, der das Metaconid nicht erreicht, erscheint der vordere Innenhügel isoliert (B_{10}). Der Längsgrat erreicht nur den Protoconidhinterabhang. Er verläuft vom Hypoconid nach vorne-außen und entsendet in seiner Mitte rechtwinkelig ein Mesolophid, das nur undeutlich als Sporn zu erkennen ist, und zur Labialseite ein Ectomesolophid (C_9). Das Hypolophid mündet im Hypoconidvorderarm, der Hypoconidhinterarm entspringt in der Hypoconidhinter spitze und weist auf das Entoconid hin. Das "labiale Postero-sterolophid" ist nur angedeutet (D_7).

Zusammenfassend sei nochmals auf die geringe Aussagefähigkeit der Merkmalsviererkoppelungen des *Eu.praecursor* hingewiesen, die lediglich erkennen lassen, daß diese Art bei den ersten Unterkiefermolaren hauptsächlich durch den Bereich der Vorderhügel charakterisiert werden kann. Alle übrigen Aussagen können nur der Beschreibung der morphologischen Variabilität dienen.

Die fünf Vertreter des *Eu. incertus* variieren im Zahnvorderteil überhaupt nicht und im Bereich der Vorderhöcker und des Zahnhinterteils zeigt je ein Exemplar ein abweichendes Aussehen, während sich in den mittleren Quertälern gleich vier verschiedene Merkmale finden. Die Kurzbeschreibung lautet folgendermaßen: Die dem Zahnhauptteil vorgelagerte Spitze verlängert den Zahn beträchtlich. Sie wird durch ein deutliches Anteroconid pointiert, das zur Labial- und zur Lingualseite hin zwei etwa gleich lange Vordercingula entsendet und durch den Protoconidvorderarm longitudinal mit dem vorderen Außenhöcker verbunden ist. Dieser Protoconidvorderarm ist - wie alle anderen gratartigen Strukturelemente - hoch und steilwandig (A_{10}). Vier Exemplare weisen noch das "alte" Metalophid auf, das nach stark retroversem Verlauf im Protoconidhinterarm inseriert (B_1). Anzeichen eines "neuen" Vorjochs sind hier nicht zu erkennen. Nur ein Vertreter des *Eu. incertus* läßt beide Formen der Verbindung zwischen Meta- und Protoconid erkennen (B_4). Die mittleren Quertäler variieren strukturell am stärksten. Die Längsgrate dreier Exemplare verlaufen streng longitudinal (C_6, C_7, C_{14}) und unterscheiden sich nur durch die Anzahl der Querelemente, bei den restlichen zwei Exemplaren ist er nach vorne-außen gerichtet (C_2). Der Hinterteil der Molaren läßt in 80% der Fälle ein etwas nach vorne gerichtetes Hypolophid erkennen, das relativ weit vorne am Hypoconidvorderarm mündet. Nur ein Molar hat das etwas "altertümlichere" Hypolophid, das in der Hypoconidvorderspitze inseriert. Allen ist das Fehlen jeglichen Hypoconidhinterarms gemeinsam.

3.2.2.2. Zweite untere Molaren

Die zweiten Unterkiefermolaren des *Eu. atavus* lassen eine sehr viel geringere Anzahl von Gruppen iden-

tisch strukturierter Molaren erkennen als die ersten Unterkiefermolaren. Zudem treten die beiden größten Koppelungsgruppen mit jeweils nur 5% Häufigkeit auf, können also nicht als deutlich dominierend bezeichnet werden. Beide Gruppen, wie auch weitere 10% der Exemplare von Koppelungsgruppen sind gekennzeichnet durch die beiden Merkmale A_4 und B_9 , während die Strukturelemente der mittleren Quertäler und die Verbindungen und Konstellationen der Hinterhügel ziemlich stark variieren. Da sich diese Merkmalszweierverbindung bei weiteren 10% der nur bei einzelnen Exemplaren vorkommenden Merkmalsviererkoppelungen

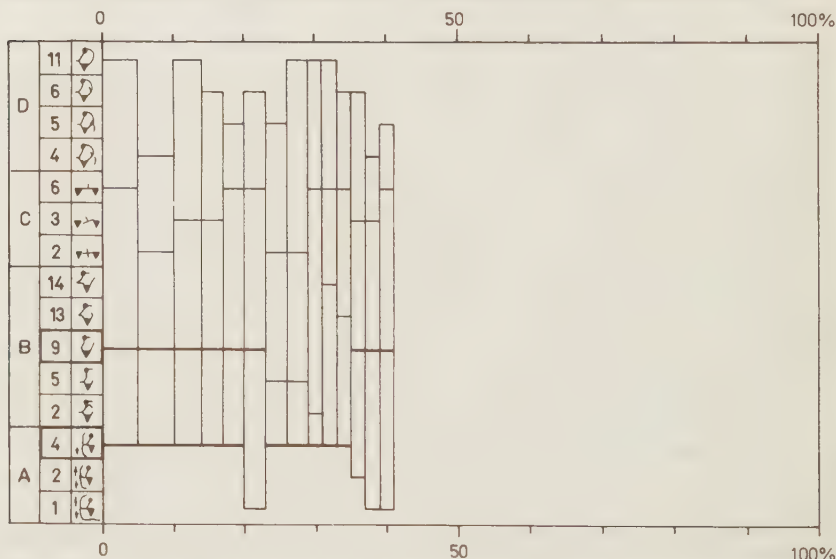


Abb.60: Gruppen strukturell identischer, zweiter Unterkiefermolaren (Viererkoppelungsgruppen) von *Eu.atavus* (Möhren 13). Freies Feld rechts: Merkmalsviererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalsbezeichnungen wie in den Abb.54-57.

finden läßt, können also insgesamt 30% aller zweiten Unterkiefermolaren von *Eu.atavus* (Abb.60) durch ihr Ausse-

hen in der vorderen Zahnhälfte charakterisiert werden: Das linguale Vordercingulum behält von der Verbindungsstelle des Protoconidvorderarms mit dem Vordercingulum zum Metaconidvorderabhang hin seine Höhe bei, sodaß das linguale, vordere Quertal ringsum vollkommen abgeschlossen ist. Das labiale Vordercingulum steigt schnell zur Labialkante des Zahnes hin ab, biegt dann in die caudale Richtung um und läuft am Protoconidvorderabhang aus. Das labiale, vordere Quertal ist seicht, aber breit (A_4). Das Metalophid mündet nach anfänglich transversalem, dann proversem Verlauf relativ weit vorne am Protoconidvorderarm. Der Protoconidhinterarm hat sich vollständig vom Metaconid abgewandt und - wie es scheint - bereits sekundär wieder verlängert, sodaß er gerade nach hinten-innenweisend fast die Zahninnenseite erreicht.

Die eben beschriebene Merkmalszweierverbindung ist im Bereich der mittleren Quertäler in fast gleichem Maße mit den Merkmalstypen C_6 (8%) und C_3 (7%) und im Bereich der Hinterhügel hauptsächlich mit dem Merkmalstyp D_{11} (9%) vergesellschaftet.

Folgende Merkmalszweierverbindungen finden sich bei den M_2 des Eu.atavus besonders häufig:

Koppelungstyp	prozentuale Anteile in	
	Viererkoppelungen	Zweierkoppelungen
$A_4 - B_9$	20 %	30 %
$A_4 - D_{11}$	16 %	21 %
$A_4 - C_6$	14 %	22 %
$B_9 - C_6$	13 %	18 %

Die zweiten Unterkiefermolaren des Eu.atavus lassen also keine deutliche identisch strukturierte Gruppe erkennen. Als einzige Gemeinsamkeit, die bei einer größeren Anzahl zu finden ist, kann die Merkmalszweierverbindung $A_4 - B_9$ bezeichnet werden. Da die Interpretation der Strukturele-

mente des Zahnvorderteils bei den M_2 einen größeren Grad an Subjektivität aufweist, kann hauptsächlich der Merkmalstyp B_9 als signifikant angesehen werden, der die M_2 durch das proverse, im Protoconidvorderarm mündende Metalophid und den langen, gerade nach hinten-innen gestreckten Protoconidhinterarm charakterisiert.

Die zweiten Unterkiefermolaren des *Eu.praecursor* sind hinsichtlich ihres Verhaltens bei Merkmalsviererkoppelungen etwas besser interpretierbar. Zwar gehören der dominanten Koppelungsgruppe ebenfalls nur 7% aller Exemplare an, doch ist die Konstanz verschiedener Merkmale und Merkmalsverbindungen etwas größer (Abb.61).

Die dominierende Gruppe kann durch die Merkmalsformel $A_4 - B_9 - C_3 - D_3$ gekennzeichnet werden. Es fällt dabei auf, daß auch *Eu.praecursor* in der vorderen Zahnhälfte die Konstellation der Merkmale $A_4 - B_9$ aufweist, wenngleich sie auch bei *Eu.praecursor* mit einer Häufigkeit von 27% miteinander vergesellschaftet sind (*Eu.atavus* 20%).

Es finden sich auch zwei Gruppen besonders häufig, die in drei Zahnbereichen identisch strukturiert sind. Sie lassen sich durch die Merkmalsformeln $A_4 - B_9 - C_3$ (17%) und $A_4 - B_9 - D_3$ (11%) kennzeichnen. Da sich der Merkmalstyp D_3 bei *Eu.atavus* überhaupt nicht und der Merkmalstyp C_3 bei nur 11% (*praecursor* 20%) der Gruppen identisch strukturierter Molaren finden läßt, unterscheiden sich die zweiten Unterkieferzähne der beiden Arten also hauptsächlich im hinteren Zahnteil voneinander.

Die meisten Vertreter dieser Art sind in der hinteren Zahnhälfte folgendermaßen gestaltet: In den meisten Fällen verläuft der Längsgrat vom Hypoconid ausgehend nach vorne-außen, erreicht jedoch nur den Protoconidhinterarm. Von seiner Mitte reicht rechtwinkelig ein halblanges Mesolo-

phid in das linguale Mittelquertal hinein (C_3). Die meisten Exemplare, die in der vorderen Zahnhälfte durch die Merkmalstypen $A_4 - B_9$ gekennzeichnet sind, weisen ein provers verlaufendes Hypolophid auf, das relativ weit vorne am Hypoconidvorderarm inseriert. Ein kurzer Hypoconidhinterarm hat sich bereits vom Entoconidhügel ab- und auf das Posterolophid hingewendet. Eine dünne Schmelzrippe läuft die Zahnhinterkante zur hinteren Außenecke hinab.

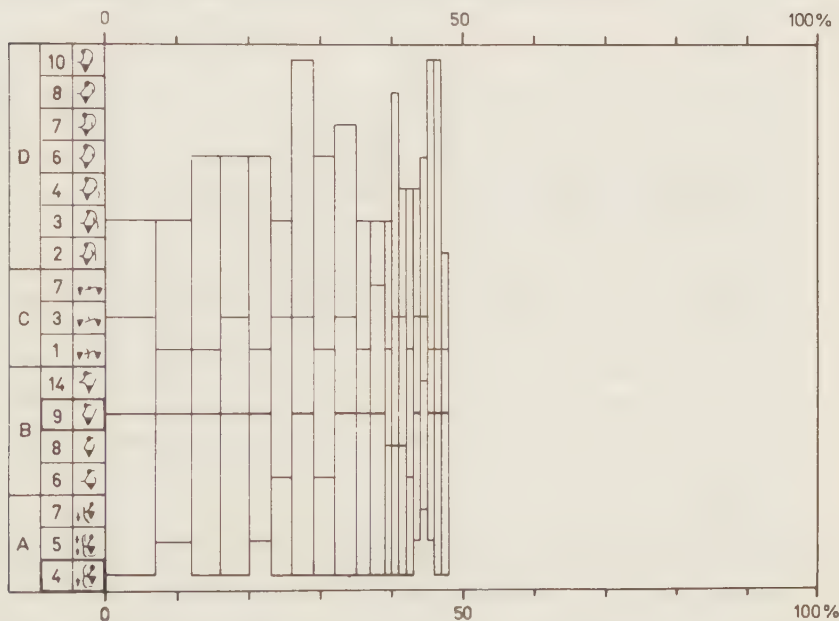


Abb. 61: Gruppen identisch strukturierter, zweiter Unterkiefermolaren (Viererkoppelungsgruppen) von *Eu.praecursor* (Gaigersheim). Freies Feld rechts: Merkmalsviererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalsbezeichnungen wie in den Abb. 54-57.

Vergleicht man statistisch gesehen die beiden eben genannten Arten miteinander, so zeigt sich, daß sich *Eu.praecursor* im Zahnhinterteil durchschnittlich etwas "altertümlicher" verhält.

Als häufigste Merkmalszweierverbindungen seien folgende genannt:

Koppelungstyp	prozentuale Anteile in	
	Viererkoppelungen	Zweierkoppelungen
A ₄ - B ₉	27 %	34 %
A ₄ - C ₃	22 %	32 %
B ₉ - C ₃	18 %	26 %
B ₉ - C ₁	17 %	23 %
B ₉ - D ₃	16 %	20 %

Im Ganzen gesehen zeichnet sich also der M₂ des Eu.praecursor durch eine etwas größere Konstantheit in seinem Koppelungsverhalten aus. Dies äußert sich vor allem darin, daß bestimmte Merkmalszweier- und dreierverbindungen prozentual häufiger auftreten. In der vorderen Zahnhälfte läßt sich diese Art nicht von der aus Möhren 13 unterscheiden und auch im Bereich der mittleren Quertäler sind sich beide ähnlich, wenngleich sich der longitudinal verlaufende Längsgrat des Eu.atavus bei den Koppelungsgruppen des Eu.praecursor nicht findet. Im Zahnhinterteil verhält sich Eu.praecursor dagegen deutlich "altertümlicher" als Eu.atavus.

Die sieben Vertreter des E u . i n c e r t u s verhalten sich bei den M₂ hinsichtlich ihrer Merkmalsviererkoppelungen einheitlicher als die ersten Unterkiefermolaren, da sich nur ein Exemplar in einem Merkmal von den anderen unterscheidet. Eine Kurzbeschreibung kennzeichnet den "typischen" M₂ dieser Art folgendermaßen: Die beiden Vordercingula gehen von einer hügelförmigen Verdickung in der Mitte des Zahnvorderrandes aus, in die auch der Protoconidvorderarm mündet. Beide Vordercingula laufen an den Vorderabhängen der Vorderhügel aus, sodaß beide Vorderquertäler einen wenigstens oberflächlichen Ausgang aufweisen (A₂). Das Metalophid mündet nach proversem Verlauf weit vorne

am Protoconidvorderarm, es zeigt - wie alle anderen gratförmigen Elemente auch - einen hohen, steilwandigen Habitus. Der Protoconidhinterarm nimmt im lingualen Mittelquertal eine zentrale Stellung ein, da er erst nach hinten-innen und dann transversal verläuft. Das obengenannte Exemplar unterscheidet sich im Bereich der mittleren Quertälern von den übrigen Vertretern des *Eu. incertus*. Der Unterschied ist jedoch nur geringfügig. Bei allen Exemplaren verbindet ein hoher, longitudinal verlaufender Längsgrat die beiden Außenhügel miteinander. Sechs Exemplare lassen keinerlei Querelemente des Längsgrates erkennen (C_7), nur das eine weist am Protoconidhinterabhang ein kurzes Grätchen auf, das rechtwinkelig vom Längsgrat wegweist, mit diesem jedoch nicht verbunden ist (C_9). Im hintersten Zahnteil sind alle Vertreter des *Eu. incertus* wieder identisch. Das Hypolophid mündet weit vorne am Hypoconidhinterarm. Das Posterolophid zeigt keinerlei Anzeichen eines Hypoconidhinterarms, sondern ist auch hoch und schmal angelegt.

3.2.2.3. Dritte untere Molaren

Sowohl bei *Eu. atavus*, als auch bei *Eu. praecursor* zeigen die dritten Unterkiefermolaren die größte Gruppe identisch strukturierter Molaren, wobei die dominierende Gruppe bei *Eu. atavus* etwas größer ist (18%) als bei *Eu. praecursor* (15%).

Die Hauptkoppelungsgruppe des *Eu. atavus* läßt sich durch die Merkmalsformel $A_4 - B_{12} - C_9 - D_7$ kennzeichnen, sodaß eine Kurzbeschreibung folgendermaßen lautet: Das linguale Vordercingulum verliert auf seinen Weg zum Metaconidvorderabhang nicht an Höhe, während das labiale schnell zum Protoconidvorderabhang hinabsteigt. Beide

Vorderquertäler sind deutlich und breit (A_4). Die beiden Vorderhügel sind durch ein "neues" Metalophid miteinander verbunden, die Insertionsstelle liegt weit vorne am Protoconidvorderarm. Der Protoconidhinterarm ist vom Metaco-
nidhügel gelöst und nach hinten-innen gestreckt, sodaß er fast den lingualen Zahnrand erreicht (B_{12}). Der Längs-
grat läuft vom Hypoconid ausgehend diagonal und an Höhe verlierend auf den Protoconidhinterarm zu. Querelemen-
te sind keine zu erkennen (C_9). Das Hypolophid gehört wie das Metalophid einem "modernen" Merkmalstyp an. Es mün-
det leicht proximal im Hypoconidvorderarm. Ein Hypoconid-
hinterarm läßt sich nicht beobachten (D_7).

Die eben beschriebenen Merkmalstypen A_4 , B_{12} , C_9 und D_7 finden sich auch in anderen Merkmalsverbindungen häufig wieder (Abb.62). Hier herrscht besonders die Vergesell-

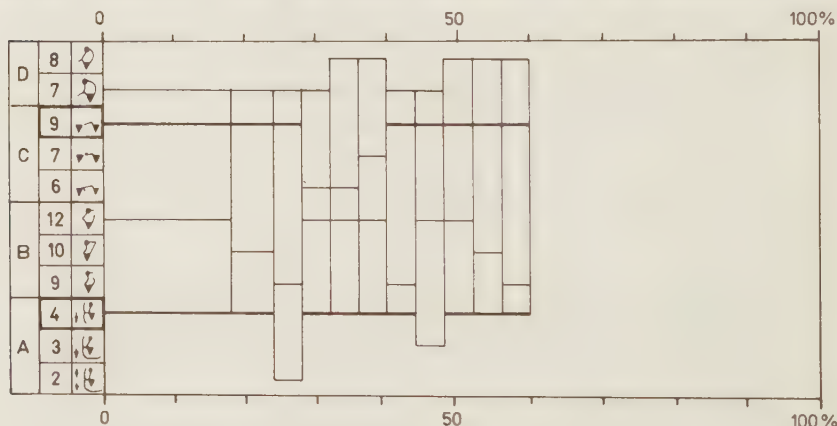


Abb.62: Gruppen identisch strukturierter, dritter Unterkiefermolaren (Vierererkoppelungsgruppen) von *Eu. atavus* (Möhren 13). Freies Feld rechts: Merkmalsvierererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalsbezeichnungen wie in den Abb.54-57.

schaftung der Merkmalstypen A_4 und C_9 vor, die sich insgesamt bei 40% der Vierererkoppelungsgruppen und bei wei-

teren 5% der bei nur einem Exemplar auftretenden Merkmalsviererverbindungen finden lassen. Diese beiden Merkmale kennzeichnen also das Gros aller M_3 des Eu.atavus. Diese Zweierverbindung ist am häufigsten mit dem Merkmalstyp D_7 verbunden (28%), doch auch ihre Vergesellschaftung mit dem Merkmalstyp B_{12} findet sich oft (22%). Eine weitere Merkmalsdreierverbindung ($A_4 - B_{12} - D_7$) ist mit ebenfalls 22% vertreten.

Als häufigste Merkmalszweierverbindungen sind zu nennen:

Koppelungstyp	prozentuale Anteile in	
	Vierer-koppelungen	Zweierkoppelungen
$A_4 - C_9$	40 %	45 %
$C_9 - D_7$	36 %	41 %
$A_4 - B_{12}$	34 %	39 %
$A_4 - D_7$	32 %	45 %
$B_{12} - C_9$	26 %	29 %
$B_{12} - D_7$	26 %	31 %

Eu.atavus weist also bei seinen dritten Unterkiefermolaren eine relativ große Konstanz auf. Die mit 18% größte Gruppe strukturell identischer Molaren ist relativ "modern" gestaltet. Etwas mehr als ein Viertel aller Molaren variiert morphologisch nur im Bereich der Vorderhügel, in den drei anderen Zahnbereichen sind sie identisch strukturiert.

Die größte Gruppe identisch strukturierter Molaren der M_3 von E u . p r a e c u r s o r (Abb.63) zeigt eine prozentuale Häufigkeit von 15%. Die am nächsthäufigen auftretende Gruppe (12%) und weitere 8% der Exemplare unterscheiden sich von dieser Gruppe lediglich im Bereich der mittleren Quertäler, sodaß für insgesamt 35% aller M_3 des Eu.praecursor die Merkmalsdreierkombination $A_4 - B_{15} - D_7$ kennzeichnend ist. Etwas häufiger findet sich ei-

ne andere Merkmalsdreierverbindung, die sich durch die Merkmalsformel $A_4 - B_{15} - D_7$ charakterisieren läßt (38%). Insgesamt 73% aller Koppelungsgruppen und weitere 2% der nur bei einem Exemplar zu findenden Merkmalsviererverbindungen lassen sich also durch die Merkmalstypen A_4 und D_7 beschreiben. Der Zahnvorderteil dieser Vertreter des

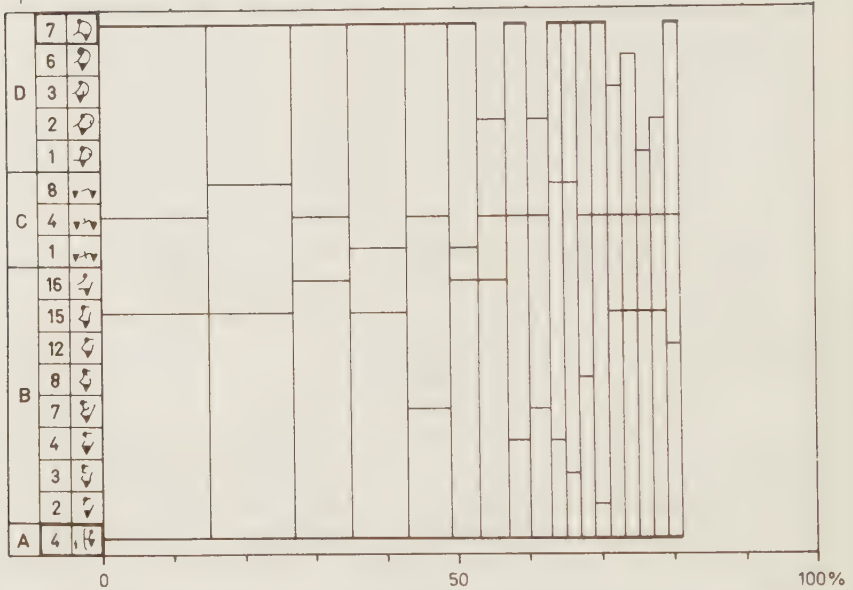


Abb. 63: Gruppen identisch strukturierter, dritter Unterkiefermolaren (Viererkoppelungsgruppen) von *Eu.praecursor* (Gaimersheim). Freies Feld rechts: Merkmalsviererkoppelungen einzelner Exemplare. Merkmalsbezeichnungen wie in den Abb. 54-57.

Eu.praecursor ist ebenso gestaltet wie der des *Eu.atavus*: das linguale Vordercingulum behält bis zum Metaconidvorderabhang seine Höhe bei, das labiale Vordercingulum steigt schnell zum Protoconidvorderabhang hinab und die vorderen Quertäler sind deutlich. Bei 35% der Exemplare mit den Merkmalstypen A_4 und D_7 verläuft das Metalophid

in seinem oberen Teil transversal, biegt dann jedoch scharf nach vorne um und mündet in der Nähe des Vordercingulums im Protoconidvorderarm (B_{15}). Andere Merkmals-typen dieses Zahnbereiches sind nur sehr selten mit der Hauptzweierverbindung gekoppelt. Die Strukturelemente der mittleren Quertäler lassen sich bei 38% der $A_4 - D_7$ -Verbindungen mit dem Merkmalstyp C_4 beschreiben: der Längsgrat ist hier stark diagonal nach vorne-außen gerichtet und erreicht nur den Protoconidhinterabhang. In seiner Mitte verläßt ihn rechtwinkelig ein kurzes Mesolophid. Der Zahnhinterteil des *Eu.praecursor* ist in den meisten Fällen wie der des *Eu.atavus* gestaltet, denn das Hypolophid verläuft transversal und Reste eines Hypoconidhinterarms sind nicht zu erkennen (D_7).

Als häufigste Merkmalszweierkoppelungen seien die folgenden genannt:

Koppelungstyp	prozentuale Anteile in	
	Viererkoppelungen	Zweierkoppelungen
$A_4 - D_7$	66 %	75 %
$A_4 - C_4$	53 %	56 %
$A_4 - B_{15}$	43 %	47 %
$C_4 - D_7$	38 %	41 %
$B_{15} - D_7$	35 %	36 %
$B_{15} - C_4$	23 %	23 %

Die dritten Unterkiefermolaren des *Eu.praecursor* weisen also eine große Konstanz in ihrem Koppelungsverhalten auf. Ihre signifikanten Merkmale liegen im Zahnvorder- und Zahnhinterteil. Eine Großzahl der Molaren ist sogar in drei Zahnbereichen identisch strukturiert.

Die fünf Vertreter des *E u . i n c e r t u s* sind alle, außer im Zahnvorderteil, unterschiedlich gestaltet. Im Bereich der Vorderhügel variieren sie am stärksten. Drei

Exemplare sind bis auf den Zahnhinterteil gleichgestaltet, sodaß sie sich durch die Merkmalsdreiergruppe A_1 - B_{14} - C_{11} kennzeichnen lassen. Diese drei müssen folgendermaßen beschrieben werden: Das linguale Vordercingulum nimmt von der Verbindungsstelle des Protoconidvorderarms mit dem Vordercingulum zum Metaconidfuß hin an Höhe zu, während das labiale zur Zahnaußenseite hin an Höhe verliert. Beide Vorderquertäler sind Synklinalen ähnlich. Das Protoconid liegt relativ weit hinten, sodaß das labiale Vordercingulum nicht mit dem Protoconidvorderarm konnektieren kann (A_1). Das Metalophid mündet nach leicht proversem Verlauf im Protoconidvorderarm. Dieser und der Protoconidhinterarm verlassen das Protoconid symmetrisch und sind - wie alle gratförmigen Elemente - hoch und steilwandig. Die Protoconidhinterarm wendet auf der Höhe, wo im Vorderarm das Metalophid inseriert, zur transversalen Richtung um (B_{14}). An der Umbiegestelle mündet der streng longitudinal verlaufende, hohe Längsgrat, der keinerlei Querelemente aufweist und dessen hinterer Teil - symmetrisch zum Protoconidhinterarm - vom Hypoconid ausgehend erst nach vorne-innen zeigt (C_{11}). Diese Merkmalsdreierverbindung besitzt im Zahnhinterteil immer das proverse Hypolophid und ein Posterolophid, das den Entoconidgipfel nicht erreicht. Ein Exemplar läßt auch keine Verbindung zwischen Hypoconid und Posterolophid erkennen.

Z u s a m m e n f a s s u n g : *Eu.atavus* und *Eu.praecursor* zeigen bei diesem Zahntyp die größte Konstanz im Koppelungsverhalten. Bei beiden Arten ist im Zahnvorderteil der Merkmalstyp A_4 signifikant. Das zweite signifikante Merkmal liegt bei *Eu.atavus* im Bereich der mittleren Quertäler (C_9), während *Eu.praecursor* noch durch den Zahnhinterteil (D_7) gekennzeichnet werden kann. *Eu.incertus* variiert ziemlich stark, ist jedoch auch bei den M_3 besonders durch die steilwandigen Grate charakterisiert.

4. Ergebnisse

4.1. Zur metrischen und morphologischen Analyse

Die Zoologie versteht unter einer "Art" eine natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft, die im Sinne der Statistik eine kontinuierliche Population bildet. Obwohl sie zeitliche und räumliche Dimensionen nicht berücksichtigt und in sie auch die Variabilität nicht eingeht, wird diese Definition in der Praxis manchmal durch die morphologische Definition ersetzt: "Eine Art ist eine Gruppe von Individuen, die sich von anderen ähnlichen Individuengruppen durch morphologische Merkmale unterscheiden läßt."

Da in der Paläontologie die Kreuzungsfähigkeit von Individuen nicht mehr überprüft werden kann, muß sich bei der Artabgrenzung grundsätzlich auf die morphologische Definition gestützt werden. Jedoch sind selten zwei Individuen einer Art strukturell völlig identisch. Diese Variabilität kann bei Säugetieren durch verschiedene Erbanlagen, durch Sexualdimorphismus oder ökologische Einflüsse bedingt sein und äußert sich bei Fossilien hauptsächlich in Größe, Proportionen und Morphologie. Soll also eine fossile Art beschrieben werden, muß primär der Erfassung der Variabilität eine wesentliche Bedeutung zukommen. Denn "nur sie kann Aufschluß geben über den taxonomischen Wert von Merkmalen oder Merkmalkombinationen" (FAHLBUSCH 1970:68).

4.1.1. Diskussion der Methoden

Da die Fülle des Beobachtungsmaterials den zugrundeliegenden Sachverhalt nicht unmittelbar erkennen ließ, war es unumgänglich, zur Analyse variationsstatistische Methoden heranzuziehen. Die Variationsstatistik vermag jedoch nur

zahlenmäßig auszudrückende Merkmale zu erfassen und auszuwerten, die oft viel wichtigeren morphologischen aber nicht zu berücksichtigen. Es mußte daher versucht werden, die morphologische Variation auf anderem Wege darzustellen. Hierbei, wie auch hinsichtlich der Variabilität der Maße, ergaben sich Probleme, die an dieser Stelle kurz diskutiert werden sollen.

4.1.1.1. Metrisch-analytische Methoden

Die einfachsten statistischen Methoden sind die, welche ein Merkmal von biologischem Interesse (hier z.B. die Länge) bei mehreren vergleichbaren Individuen ausschließlich beschreiben. Die Statistik bietet für die deskriptive Bewältigung von Problemen die unterschiedlichsten Methoden an. Je nach Art der Fragestellung und der Intensität der Untersuchung finden demzufolge auch in der Literatur die verschiedensten Methoden Anwendung. Dies hat zur Folge, daß viele Bearbeitungen fossiler Materialien im nachhinein nicht mehr miteinander korreliert werden können, da ohne die Kenntnis der Einzelmeßwerte eine Überführung der Werte ineinander im allgemeinen nicht möglich ist.

Zwar wird einheitlich bei der Beschreibung von Populationen der arithmetische Mittelwert angegeben, doch "kann ein Mittelwert zwar die typische Größe oder Intensität eines Merkmals anzeigen, er gibt uns jedoch keinen Hinweis darauf, wie stark die Einzelwerte, aus denen er ermittelt wurde, voneinander abweichen" (CAVALLI-SFORZA 1974:1).

Bisher interessierten bei der Bearbeitung einer oligozänen Cricetidenpopulation jeweils Einzelmerkmale (wie z.B. Länge, Breite), deren Eigenschaften auf die unterschiedlichste Weise beschrieben wurden. Da die Eucricetodon-Populationen von Möhren 13 und Gaimersheim in weiterführenden

den Untersuchungen auch zu einem Vergleich mit anderen, variationsstatistisch untersuchten heranzuziehen sein müssen, war es also nötig, die wichtigsten Methoden der Statistik gleichzeitig anzuwenden.

Nachdem bei jedem Exemplar Länge und Breite gemessen wurde, konnte auch nach der Intensität des Zusammenhangs (Korrelation) zwischen beiden und nach der Änderung der Länge in Abhängigkeit von der Breite (Regression) gefragt werden. Hier mußte die Entscheidung, ob wirklich eine signifikante Korrelation zwischen den Werten besteht, durch die Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung rationalisiert werden, um das Risiko des Irrtums bei der Bewertung so klein wie möglich zu halten.

Zwar konnten sich von den Untersuchungen des Korrelations- und Regressionsproblems keine weitreichenden Schlußfolgerungen erwarten lassen, doch versprachen sie zumindest grundlegende Aussagen und einen Denkanstoß für Vergleiche mit anderen, artlich und zeitlich verschiedenen Populationen.

Um den Zielen der Problemstellung gerecht werden zu können, mußten also vielfältige statistische Methoden angewendet werden. Einige von ihnen hätten nicht nebeneinander dargestellt werden müssen, hätte nicht eine Datenbasis für weiterführende Vergleiche mit anderen Populationen geschaffen werden sollen.

4.1.1.2. Morphologisch-analytische Methoden

In jeder Population gibt es Individuen, die schon progressive Merkmale zeigen, und andere, bei denen noch konservative Züge vorherrschen (was im einzelnen unter "progressiv" und "konservativ" zu verstehen ist, muß dabei anhand sorgfältiger Vergleiche mehrerer, zeitlich eng

aufeinanderfolgender Populationen definiert werden). Jede Population wird also für jedes morphologische Detail eine charakteristische Abfolge unterschiedlicher Merkmalsausbildungen zeigen. Diese Abfolge wird im Laufe der Zeit, d.h. von Population zu Population, immer progressive Züge annehmen, wenngleich auch bestimmte Merkmale dieses Details persistieren werden. Diese persistenten Merkmale können, wenn sie aus dem gesamten morphologischen Gefüge deutlich hervorstechen, zu einer falschen Einschätzung der Entwicklungsstufe führen, da über andere - progressiv ausgebildete - Merkmale hinweggesehen wird.

Es zeigt sich also, daß über relative morphologische Vergleiche hinausgehend auch ein genaues Erfassen der morphologischen Variabilität unumgänglich ist. Hierzu bietet sich die eingangs erklärte (Kap.1.6.4.) und in dieser Arbeit verwendete Methode an, da sie die Aufstellung der charakteristischen Merkmalsverteilungen jedes morphologischen Details ermöglicht. Jedoch könnte diese Methode noch weitgehend generalisiert werden, sollte lediglich die Beschreibung der Variabilität das Ziel sein. Zur zusätzlichen Überprüfung der SCHAUB'schen These (1925), bestimmte Zahntypen einer Zahnreihe der oligozänen Cricetiden seien stets moderner als andere gestaltet, war eine differenziertere Analyse nötig.

Doch nicht nur eine Bestandsaufnahme der morphologischen wird durch die obenerwähnte Methode ermöglicht. Es läßt sich auch jedes Individuum (in dieser Arbeit jeder Zahn) durch eine bestimmte Merkmalsformel erfassen, d.h. jedes morphologische Detail zeigt bei jedem Zahn eine ganz bestimmte Merkmalsausbildung, die in Art einer Formel durch eine Kurzbezeichnung charakterisiert werden kann (hier die durch Großbuchstaben bezeichneten Merkmalsklassen mit ihren durch arabische Ziffern gekennzeichneten Merkmals-typen). Die am häufigsten auftretende Merkmalsformel kenn-

zeichnet somit die typischen Vertreter der Population. Ebenso lassen sich mit dieser Methode auch die für jeden Zahntyp charakteristischen Einzelmerkmale oder Merkmalsverbindungen finden. Diese stellen eine weitere Hilfe bei der Artzuordnung dar, da mit ihnen ein objektiveres Abfassen von Artdiagnosen möglich gemacht wird.

4.1.2. Zur Analyse der Populationen

Aufgrund der metrischen und morphologischen Analysen zeigte sich, daß sowohl die Population von Möhren 13, als auch die Population des *Eu.praecursor* aus Gaimersheim als homogen angesehen werden können, während dies wegen des geringen Umfangs des Fundgutes von *Eu.incertus* nur mit Vorbehalt behauptet werden kann.

Es fand sich in der Spaltenfüllung von Möhren 13 nur eine Art, die aufgrund von Vergleichen mit dem, nach dem Material der Typlokalität Hoogbutsel/Belgien bestimmten Fundgut aus Montalban/Spanien als *Eu.atavus* MISONNE 1957 identifiziert werden konnte.

Im Gaimersheimer Fundgut ließen sich zwei Arten erkennen, die deutlich voneinander zu unterscheiden waren. Die eine, das Gros darstellende, erwies sich als grundsätzlich identisch mit der von FREUDENBERG (1941) als *Eu.dubium* SCHAUB 1925 bestimmten Form. Da diese von VIANEY-LIAUD (1972) mit *Eu.praecursor* SCHAUB 1925 synonymisiert worden ist und es nicht im Rahmen der Arbeit lag, dieses Vorgehen zu diskutieren, wurde die in Gaimersheim am häufigsten auftretende Art dem *Eu.praecursor* SCHAUB 1925 zugeordnet.

Die wenigen anderen, deutlich von *Eu.praecursor* verschiedenen Zähne aus Gaimersheim konnten durch Vergleiche mit dem *incertus*-Material aus Burgmagerbein 1 als *Eu.incertus* SCHLOSSER 1884 bestimmt werden.

Die Populationen von *Eu. atavus* und *Eu. praecursor* erwiesen sich als normalverteilt, was besonders anhand der Variabilitätskoeffizienten bewiesen werden konnte, die größenordnungsmäßig den von SIMPSON, ROE & LEWONTIN (1960) als für Säugetiere normal bezeichneten Werten glichen. An den wenigen Exemplaren des *Eu. incertus* konnten keine Variabilitätskoeffizienten berechnet werden, da die Anzahl der Exemplare zu gering war. Subjektiv betrachtet zeigten sie jedoch eine normale Variabilität.

4.1.2.1. *Eucricetodon atavus*

Es fand sich eine bei allen Zahntypen relativ kleine Variabilität der Längen- und Breitenwerte. Der Vergleich der arithmetischen Mittelwerte mit denen anderer *atavus*-Populationen wies die Vertreter aus Möhren 13 als für ihr Alter ziemlich groß aus (Abb. 64).

Niveau	Lokalität	M ₁	M ₂	M ₃
Heimersheim	Heimersheim	-	1,37/1,10	1,22/0,96
Montalban	Mége	1,67/1,03	1,47/1,18	1,33/1,10
	Pech-Crabit	1,65/1,10	1,44/1,19	1,27/1,04
	Montalban	1,51/1,03	1,38/1,09	1,12/0,93
Villebramar	Möhren 13	1,73/1,14	1,56/1,26	1,41/1,15
Hoogbutsel	Aubrelong	1,50/1,00	1,36/1,12	1,15/0,98
	Hoogbutsel	1,67/1,08	1,42/1,18	1,31/1,06
Niveau	Lokalität	M ¹	M ²	M ³
Heimersheim	Heimersheim	1,85/1,20	1,30/1,23	-
Montalban	Mas de Got	-	1,27/1,17	-
	Mége	1,94/1,32	1,39/1,29	1,06/1,12
	Pech-Crabit	1,91/1,23	1,46/1,34	1,05/1,11
	Montalban	1,69/1,16	1,30/1,22	0,91/0,96
Villebramar	Möhren 13	2,07/1,34	1,50/1,37	1,13/1,18
Hoogbutsel	Aubrelong	1,75/1,17	1,29/1,20	0,92/1,02
	Hoogbutsel	1,84/1,20	1,34/1,23	-

Abb. 64: Vergleichsmaße der verschiedenen *Eu. atavus*-Populationen. Nach VIANEY-LIAUD (1972) und BÄHLO (1975).

In Ober- wie in Unterkiefer zeigten die zweiten Molaren die größte Variationsbreite der Breitenwerte. Die größte Variationsbreite der Längenwerte ergab sich im Oberkiefer bei den M^1 , im Unterkiefer bei den M_2 .

Die Korrelationskoeffizienten der Abhängigkeit von Länge und Breite zeigten nur bei den M^3 keinen deutlich signifikanten Wert, wenngleich auch hier zumindest mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% behauptet werden kann, daß ein korrelativer Zusammenhang zwischen Längen- und Breitenwerten besteht. Während im Oberkiefer die dritten Molaren die geringste Korrelationssignifikanz aufwiesen, zeigten im Unterkiefer die letzten Molaren die stärkste Korrelation aller drei Zahntypen.

Die Korrelatinssignifikanz war im Durchschnitt bei den Unterkiefermolaren etwa viermal größer als im Oberkiefer, was seine Ursache im begrenzten Platzangebot der Mandibeln haben könnte.

Auch die Korrelation der Längen- bzw. Breitenwerte innerhalb der Zahnreihen schien die oben gegebene Erklärung zu bestätigen, da sich im Oberkiefer keinerlei signifikante Zusammenhänge der Werte fanden, während im Unterkiefer alle Werte - bis auf die Längenwerte der zweiten und dritten Molaren - Signifikanz in der Korrelation zeigten.

Es wurde auch die Änderung der Länge in Abhängigkeit von der Breite (Regression) berechnet und in Regressionsgeraden dargestellt. Die Interpretation der Geraden ergab, daß im Durchschnitt im Ober- wie im Unterkiefer die kleineren Zähne ein kleineres Längen/Breitenverhältnis aufweisen (d.h.gedrungener sind) als große (die daher schlanker sind).

Die morphologische Analyse zeigte ebenso eine relativ geringe Variabilität der Eu.atavus-Molaren. Setzt man die

von SCHAUB (1925) postulierten Merkmalsentwicklungen (s. Kap.1.4.) als richtig voraus, ergibt die Betrachtung der einzelnen Schmelzstrukturen ein relativ "modernes" Bild. Hierfür spricht vor allem das meist (80%) im Protoconidvorderarm mündende Metalophid und der schon bei etwa der Hälfte bis auf eine Verdickung des Hintercingulums verschwundene Hypoconidhinterarm der Unterkiefermolaren. Zudem zeigt bereits etwa ein Viertel einen sehr einfachen Längsgrat ohne irgendwelche Quersporne.

Diesem im Gesamteindruck nicht mehr als rein "primitiv" zu bezeichnenden Habitus scheint das bei drei Exemplaren der M_1 deutlich erkennbare "alte" Hypolophid zu widersprechen. Dieses stellt eine Verbindung zwischen Entoconid und Hypoconidhinterspitze dar und war von SCHAUB (1925) für die hypothetische Ausgangsform postuliert worden. Bei allen anderen Exemplaren mündet das Hypolophid im Hypoconidvorderarm. Hinsichtlich der Querverbindungen der Unterkiefermolaren erweist sich das Hypolophid durchschnittlich als "moderner" als das Metalophid, das (s.o.) immerhin noch bei 20% der Exemplare Andeutungen des "alten" Vorjochs erkennen läßt.

Als Bestätigung für den relativ hohen Entwicklungsgrad muß bei den Unterkiefermolaren noch die deutlich ausgeprägte Spitze der M_1 und wahrscheinlich auch das bis zum Hypoconidvorderarm reichende, labiale Vordercingulum genannt werden. Dieses lange Vordercingulum findet sich nach BAHLO (1975) auch bei *Eu.atavus* aus Heimersheim.

Alle eben genannten "modernen" Merkmale nehmen in der Zahnreihe nach hinten an Häufigkeit zu.

Die Unterkiefermolaren von *Eu.atavus* weisen auch hinsichtlich ihrer Merkmalskombinationen eine relativ geringe Variabilität auf. Bei allen Zahntypen zeigt sich eine mehr oder weniger große, in allen vier Zahnbereichen identisch

strukturierte Gruppe, der kleinere, i.a. von der ersteren nur in einem oder zwei Merkmalen unterschiedliche Gruppen folgen. Jeder Zahntyp der Zahnreihe ließ sich also durch eine besonders häufig vertretene Merkmalszweier- und manchmal auch Merkmalsdreierkombination charakterisieren: Folgende Merkmalskombinationen erwiesen sich als signifikant:

- M_1 : spitzer Prälobus mit deutlichem Anteroconid
transversal im Anteroconid mündender Protoconidvorderarm
an Höhe abnehmender, im Protoconidhinterabhang mündender Längsgrat
halblanges Mesolophid
- M_2 : schnell zum Protoconidvorderabhang absteigendes, labiales Vordercingulum
stark proverses Metalophid
gerader, langer, vom Metaconid abgewandter Protoconidhinterarm
- M_3 : wie bei den M_2 gestaltetes, labiales Vordercingulum
Längsgrat ohne Querelemente

Die Oberkieferzähne zeigen ebenfalls recht "fortschrittliche" Züge. Einen retrovers verlaufenden Protoloph - und somit die "modernste" Form - weist bereits etwa die Hälfte der Exemplare auf. Die hintere Querverbindung mündet dagegen in ihrer fortschrittlichsten Form im Zentrum des Hypoconushalbmondes (25%). Hinsichtlich der Querverbindungen finden sich also im Oberkiefer andere Verhältnisse als im Unterkiefer: während sich im Unterkiefer das Vorjoch "altmodischer" verhielt, zeigt es im Oberkiefer die "progressiveren" Züge. Im allgemeinen lassen sich jedoch in beiden Kiefern keine Unterschiede in der Entwicklungshöhe feststellen. Auch im Oberkiefer findet sich ein bis zum Hypoconusvorderabhang laufendes Vordercingulum.

Wie im Unterkiefer läßt sich an einem Zahntyp ein besonders "altertümliches" Merkmal beobachten. Es handelt sich

um den Längsgrat der dritten Oberkiefermolaren, der nach den von SCHAUB (1925) aufgestellten Kriterien als sehr "ursprünglich" bezeichnet werden muß, da die Innenhügel deutlich konnektieren.

Alle "modernen" Merkmale nehmen in der Zahnreihe von vorne nach hinten an Häufigkeit ab.

Die Oberkiefermolaren lassen sich durch folgende Merkmalskombinationen charakterisieren:

- M¹: retrovers im Protoconushinterarm mündender Protoloph
halblanger Mesoloph
kein Mesostyl
von den Außenhügeln in das Mitteltal entsendete Sporne
- M²: halblanger Mesoloph
dünne Mittelbarre anstelle eines Mesostyls
provers im Hypoconusvorderarm mündender Metaloph
- M³: labiales Vordercingulum mit distaler Verdickung
kräftiges, linguales Vordercingulum
in der Protoconusvorderspitze mündender Protoloph
enger Konnex zwischen Proto- und Hypoconus

Es kann also zusammengefaßt werden: Eu.atavus aus Möhren 13 zeigt etwas größere Maße, als sie für eine Population, die altersmäßig zwischen denen der Niveaus von Hoogbutsel und Montalban steht, angenommen werden würde. Auch der im Ganzen als nicht mehr "primitiv" zu bezeichnende Habitus spräche eher für ein jüngeres Alter, könnte man an der vom "International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary" (1975) vorgenommenen Einstufung in das Niveau von Villebramar zweifeln.

Stünde das Alter der Population von Möhren 13 noch nicht fest, so sprächen Größenvergleiche mit anderen atavus-Populationen eher für ein Alter etwas jünger als das der Lokalität Mége (Niveau Montalban).

Vergleicht man *Eu. atavus* aus Möhren 13 morphologisch mit anderen *atavus*-Populationen, zeigt sich besonders bei den M^1 und M^2 eine deutliche Ähnlichkeit mit der von VIANEY-LIAUD (1972) als *Eu. cf. atavus* aus Les Chapelins bekanntgemachten Form. Andererseits findet sich bei den M^2 aus Möhren 13 auch schon der im Protoconushinterarm mündende Protoloph, der von BAHLO (1975) schon bei der kleineren Heimersheimer *atavus*-Form beschrieben wurde.

Gegen eine Einstufung in ein höheres Niveau als *Villebramar* sprechen dagegen die M^3 , die Anfänge einer "neuen" Längsverbindung nicht erkennen lassen, sondern die noch eng verbundenen Innenhügel zeigen, und die drei Exemplare der M_1 , die noch das "alte" Hypolophid aufweisen. Aufgrund der Gestalt der M^3 müßte daher die Population von Möhren 13 jünger als die aus Aubrelong (Niveau Hoogbutsel), aber etwas älter als die aus Montalban (Niveau Montalban) sein, was die Altersdatierung des internationalen Symposiums bestätigt.

4.1.2.2. *Eucricetodon praecursor*

Es fand sich eine relativ große Variabilität aller Längen- und Breitenwerte, die jedoch nicht über das von SIMPSON, ROE & LEWONTIN (1960) als normal bezeichnete Maß hinausging. Der Vergleich der Mittelwerte von Gaimersheim und St.-Victor-la-Coste ergab eine gute Übereinstimmung.

Die Variationsbreite der Längenwerte zeigte in Ober- wie Unterkiefer bei den ersten Molaren die größten Werte. Bei den Breitenwerten wiesen die zweiten Molaren die größte Variationsbreite auf.

Die größten Werte der Variabilitätskoeffizienten fanden sich in allen Fällen bei den letzten Molaren.

Die Berechnung der Intensität der Korrelation von Länge und Breite ergab bei allen Zahntypen hochsignifikante Werte. Ähnliche Ergebnisse fanden sich auch bei den Längen- bzw. Breitenkorrelationen innerhalb der Zahnreihen. Die Breitenwerte zeigten sich in Ober- wie in Unterkiefer in den gesamten Zahnreihen hochsignifikant korreliert, während die Längenwerte es nur bei den Unterkiefermolaren sind.

Die Regressionsgeraden verlaufen in beiden Kiefern einander und der Linie gleichen Längen-/Breitenverhältnisses (= ca.1,3) etwa parallel. Dieses Ergebnis läßt den Schluß zu, daß kleinere wie größere Exemplare durchschnittlich etwa dasselbe Längen-/Breitenverhältnis aufweisen.

Auch die morphologische Analyse belegte die relativ große Variabilität des *Eu.praecursor*. Setzt man auch hier bei der Betrachtung der Schmelzstrukturen die von SCHAUB (1925) entdeckten Kriterien der Merkmalsentwicklung als richtig voraus, so erweist sich *Eu.praecursor* als für sein Alter relativ "ursprünglich" gebaut. Hierfür spricht im Unterkiefer vor allem das erst bei 60% aller Exemplare provers verlaufende Metalophid (*Eu.atavus* 80%), der meist mit vielen Querelementen versehene Längsgrat (die "moderne" Form des Längsgrates ohne Querelemente findet sich bei durchschnittlich nur 6%) und der bei noch 70% aller *Eu.praecursor*-Vertreter erscheinende Hypoconidhinterarm (*Eu.atavus* 50%). Das Hypolophid mündet in allen Fällen im Hypoconidvorderarm.

Im Oberkiefer fanden sich ähnliche Verhältnisse. Das "moderne", retroverse Vorjoch kommt bei etwa einem Drittel (*Eu.atavus* fast 50%) der Exemplare vor. Etwas "fortschrittlicher" verhält sich dagegen der im Hypoconuszentrum mündende Metaloph, der sich bei durchschnittlich fast der Hälfte (*Eu.atavus* 30%) erkennen läßt. Einen ausgesprochen

"modernen" Habitus zeigen dagegen die M^3 , deren bereits voneinander getrennte Innenhügel und der in "Bildung" befindliche "neue" Längsgrat für eine höhere Entwicklungsstufe sprechen.

Der Gesamthabitus der Molaren von *Eu.praecursor* kann also als relativ "konservativ" bezeichnet werden, wenngleich auch einige Merkmale - besonders die der M^3 - deutlich "fortschrittliche" Züge tragen.

Wie bei *Eu.atavus* nehmen im Unterkiefer die Häufigkeiten der "modernen" Merkmale in der Zahnreihe nach hinten zu, während sie im Oberkiefer geringer werden.

Auch hinsichtlich ihrer Merkmalskombinationen lassen die Molaren des *Eu.praecursor* eine relativ große Variabilität erkennen. Zwar zeigt jeder Zahntyp eine mehr oder minder deutliche, identisch strukturierte Gruppe und lassen sich signifikante Merkmalszweier- oder Merkmalsdreierverbindungen finden, doch weisen durchschnittlich etwa 50% der Exemplare Merkmalsviererverbindungen auf, die bei nur einem Exemplar vorkommen.

Im Unterkiefer waren folgende signifikante Merkmale zu erkennen:

- M_1 : "neues", den Protoconidvorderarm noch nicht erreichendes Metalophid
zum Metaconid hingebogener Protoconidhinterarm
im Hypoconidvorderarm mündendes Hypolophid
halblanger, auf das Entoconid weisender Hypoconidhinterarm
den labialen Zahnhinterrand hinabziehende Schmelzrippe
- M_2 : breite Vorderquertäler
transversales, im Protoconidvorderarm mündendes Metalophid
gestreckter, langer Protoconidhinterarm
- M_3 : sehr breites, labiales Vorderquertal
transversal im Hypoconidvorderarm mündendes Hypolophid

kein Hypoconidhinterarm
den Entoconidgipfel erreichendes Posterolophid

Die Oberkiefermolaren zeigen die folgenden, signifikanten Merkmale:

- M¹: deutlicher Anteroconus
bis an die Vorderabhänge der Vorderhügel reichende Vordercingula
geknickt verlaufender Längsgrat
halblanger Mesoloph
vom Para- zum Metaconus verlaufendes, dünnes Grätchen
Mesostyl
- M²: labiales Vordercingulum mit Verdickung am distalen Ende
im Protoconusvorderarm mündender Protoloph, der im oberen Teil nach hinten gerichtet ist
- M³: "neuer", weiter labialwärts gelegener Längsgrat
Reste des "alten" Längsgrates
Innenhügel ohne unmittelbaren Konnex
kurzer, transversaler Mesoloph
im Hypoconusvorderarm mündender Metaloph

Es kann also über die *Eu.praecursor*-Population von Gaimersheim zusammengefaßt werden: *Eu.praecursor* zeichnet sich durch eine relativ große Variabilität aus. Nur hinsichtlich der Korrelation von Werten streut er sehr wenig, sodaß sich durchschnittlich hochsignifikante Korrelationswerte fanden. Es lassen sich sowohl im Hinblick auf die Größenverhältnisse wie auf die Morphologie Ähnlichkeiten mit dem von VIANEY-LIAUD (1972) aus St.-Victor-la-Coste bekanntgemachten Vertreter des *Eu.praecursor* erkennen. Der Habitus trägt im großen und ganzen relativ "ursprüngliche" Züge. Nur die dritten Oberkiefermolaren sind deutlich "modern" strukturiert.

4.1.2.3. *Eucricetodon incertus*

Diese Art konnte wegen der geringen Anzahl weder metrisch noch morphologisch genau untersucht werden. Die Morphologie zeigt in ihrer Gesamtheit ein "modernes" Bild. Dieses wird besonders durch die strenge Symmetrie in der Anlage der Strukturelemente und die hohen, steilwandigen Grate belegt. Das völlige Fehlen akzessorischer Elemente und die insgesamt einfache Morphologie unterstreichen diesen Eindruck noch.

Eine Untersuchung der Molaren auf Merkmalsverbindungen hin war nur bei den Unterkiefermolaren möglich. Doch auch hier mußten die Aussagen wegen des geringen Umfangs des Fundgutes auf Folgendes beschränkt werden: die mittleren Molaren zeigen die größte Konstanz in ihrem Koppelungsverhalten, da sechs der sieben Exemplare identisch strukturiert sind und sich der letzte in nur einem Merkmal von den anderen unterscheidet. Die ersten und die letzten Molaren variieren etwa gleich stark.

4.1.3. Zur Variabilität homogener Populationen

Jede natürliche Population weist eine gewisse Variabilität auf, die beispielsweise durch unterschiedliche Erbanlagen, Sexualdimorphismus oder ökologische Einflüsse verursacht werden kann.

Die in dieser Arbeit untersuchten Populationen des *Eu. atavus* und *Eu. praecursor* verhalten sich hinsichtlich ihrer Variabilität diametral verschieden: *Eu. atavus* läßt sich durch eine geringe Variabilität der metrischen und morphologischen Einzelmerkmale und der morphologischen Merkmalsverbindungen auszeichnen. *Eu. praecursor* weist in dieser Hinsicht eine relativ große Variabilität auf. Die korrelativen Zusammenhänge zwischen Längen und/oder Brei-

ten ist dagegen bei *Eu.atavus* nicht oder nur gering signifikant, während sie bei *Eu.praecursor* hochsignifikant ist.

Über die Ursachen dieser deutlichen Diskrepanzen kann vorerst nur spekuliert werden. Doch lassen weitere derartige Untersuchungen an stratigraphisch oder systematisch vergleichbaren Einheiten genauere Aussagen über die Variabilität in Abhängigkeit von Alter und Systematik erwarten. Eine genaue metrische und morphologische Untersuchung müßte also Schlüsse auf das allgemeine Evolutionsgeschehen erlauben.

Vorläufig können zur Klärung der Ursachen dieser in den beiden Populationen gefundenen unterschiedlichen Variabilität vielleicht folgende Überlegungen dienen.

Die Cricetiden erschienen in Europa nach der "Grande Coupure" auf dem zeitlichen Niveau von Hoogbutsel. Setzt man die Einstufung der *atavus*-Population von Möhren 13 in das Niveau von Villebramar als richtig voraus, muß es sich hierbei um eine Population handeln, die ziemlich am Beginn ihrer Entwicklung steht. Da aber neu entstandene Arten zueinander und zu anderen Arten in Konkurrenz treten und somit der Selektionsdruck gesteigert wird, stabilisiert die Selektion den optimalen Formenbestand. Dies drückt sich i.a. in einer geringen Variationsbreite aus. Bevor diese Erklärung der geringen Variabilität des *Eu.atavus* akzeptiert werden kann, muß auch der relativ hohen morphologischen Entwicklungsstufe und der relativ großen Maße gedacht werden. Immer noch vorausgesetzt, *Eu.atavus* ist dem Niveau von Villebramar zuzurechnen und die von SCHAUB (1925) festgestellten Entwicklungskriterien stimmen wirklich mit den realen Gegebenheiten überein, *Eu.atavus* ist also wirklich für sein Alter "modern" strukturiert, so müßte für den *atavus*-Vertreter aus Möhren 13 eine sehr hohe Evolutionsgeschwindigkeit in seinen Ahnen-Populati-

onen angenommen werden. Eine große Evolutionsgeschwindigkeit setzt jedoch ein instabiles Biotop, eine stark variierende Population und einen schwachen Selektionsdruck oder eine nur kurze Generationsdauer voraus. Ob diese Gegebenheiten wirklich für die Ahnenpopulationen des *Eu. atavus* zutreffen oder ob die geringe Variabilität und die Höhe der Entwicklung anders erklärt werden muß, ist erst noch anhand älterer atavus-Populationen zu untersuchen.

Eu. praecursor aus Gaimersheim wird nach neueren Untersuchungen in das Niveau von Boningen eingestuft. In Gaimersheim zeigen die Eomyiden (FAHLBUSCH 1970) ebenfalls auffallend große Variationsbreiten.

FAHLBUSCH (1970) beobachtete bei den Eomyiden im "etwa 1 bis 1,5 Mio Jahre" dauernden Zeitabschnitt zwischen den Faunen von Burgmagerbein 1 und Gaimersheim "phylogenetisch bedeutsame Veränderungen". Es stellt sich hier also die Frage, welche Faktoren dafür verantwortlich waren und ob sie nicht auch bei den Cricetiden wirksam gewesen sein könnten. An dieser Stelle ist nochmals die Überlegung nötig, ob es sich bei dem Material der Cricetiden von Gaimersheim wirklich um eine homogene Population handelt, insbesondere da BERGER (1959) bei der Bearbeitung der Cainotherien die Meinung äußerte, bei dem Material aus Gaimersheim handele es sich um zwei gemischte, geringfügig altersverschiedene Fundgüter. Da sich diese Annahme bei dem vorliegenden Cricetidenmaterial nicht bestätigen ließ, muß also der Versuch gemacht werden, die große Variabilität anderweitig zu klären.

Hierbei bietet sich die Spekulation an, die große Variabilität könne eine kommende Artaufspaltung ankündigen. Diese äußert sich meist darin, daß Teile einer Population sich neue ökologische Nischen erschließen und sich diesen anpassen, sodaß geographische Rassen entstehen. Diese ver-

lieren im Laufe der Zeit ihre Kreuzungsfähigkeit und bilden eigene Arten. Eine große Variabilität einer Population kann jedoch auch noch andere Ursachen haben, wie z.B. eine gesteigerte Mutationsrate (beispielsweise aufgrund ionisierender Strahlen u.ä.), ein Nachlassen des Selektionsdrucks u.ä.. Diese Erklärungen können jedoch nur als Denkanstöße angesehen werden, auch hier müssen die wahren Ursachen erst noch gefunden werden.

4.2. Zur SCHAUB'schen Theorie von der Abfolge von Merkmalsanordnungen in Zahnreihen

Wie eingangs (Kap.1.4.) genauer ausgeführt, gab SCHAUB (1925) eine umfassende Übersicht über die wichtigsten Merkmalsveränderungen innerhalb der Evolution des Crice-tidengebisses. Zudem vertrat er die Meinung, die phylogenetischen Entwicklungstendenzen ließen sich innerhalb einer Zahnreihe wiederentdecken. Hierbei sollte im Unterkiefer der erste, im Oberkiefer der letzte der Molaren die "altertümlichsten" Merkmale zeigen.

In der vorliegenden Arbeit konnten nur die beiden letztgenannten Thesen überprüft werden, die erste mußte als richtig vorausgesetzt werden. Bei der Überprüfung (Abb.66, 67) wurde in jedem Zahnbereich des Ober- und Unterkiefers ein von SCHAUB (1925) als "progressiv" bezeichnetes Merkmal herausgegriffen und seine prozentuale Häufigkeit bei allen drei Zahntypen der beiden Arten festgestellt. In manchen Zahnbereichen (C und D der unteren Molaren) wurde zur Überprüfung ein "modernes" einem "altertümlichen" Merkmal gegenübergestellt.

In Ober- wie Unterkiefer fiel dabei der gleichsinnige Verlauf der Verbindungslinien auf. Im Unterkiefer zeigten die "fortschrittlichen" Merkmale stets bei den M_1 die kleinsten, bei den M_3 die größten Häufigkeitswerte. Im

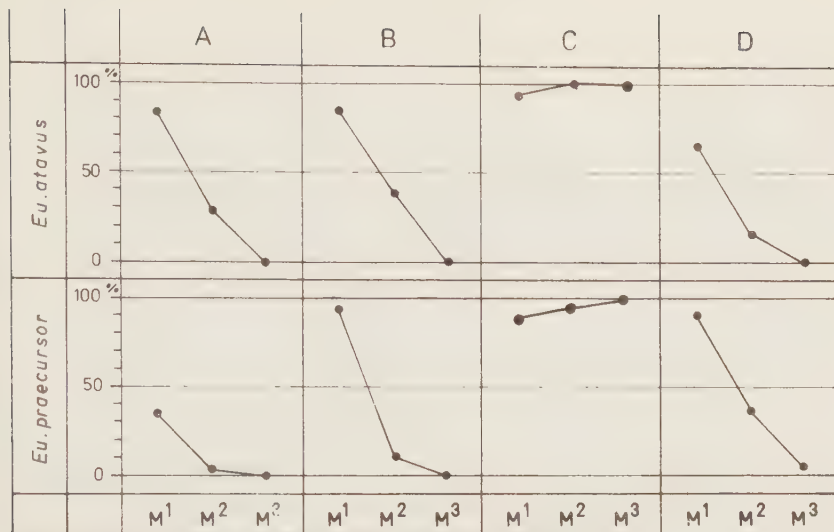


Abb. 65: Progressive Merkmale (nach SCHAUB 1925) und ihre Häufigkeitsverteilungen innerhalb der Oberkieferzahnreihen von *Eu.atavus* und *Eu.praecursor*. A: gespaltenes (M¹) bzw. bis zum Hypoconus reichendes (M², M³) linguales Vordercingulum; B: retroverser Protoloph; C: kein Entomesoloph; D: im Hypoconuszentrum mündender Metaloph.

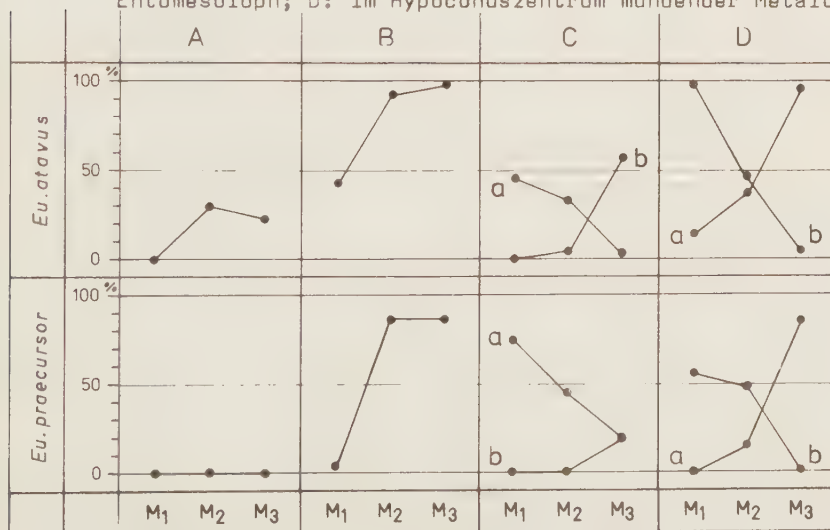


Abb. 66: Progressive Merkmale (nach SCHAUB 1925) und ihre Häufigkeitsverteilungen innerhalb der Unterkieferzahnreihen von *Eu.atavus* und *Eu.praecursor*. A: den Hypoconus erreichendes, labiales Vordercingulum; B: im Protocoidvorderarm mündendes Metalophid; C: a) Meso- und Entomesolophid, b) keine Querelemente; D: a) kein Hypocoidhinterarm, b) labiales Posterolophid.

Oberkiefer verhielt es sich genau umgekehrt.

Sind also die von SCHAUB (1925) festgestellten Entwicklungstendenzen der Merkmale richtig, muß im Unterkiefer der M_3 , im Oberkiefer der M^1 als der "progressivste" der jeweiligen Zahnreihe angesehen werden, wodurch sich die in Frage gestellten Thesen SCHAUB's bestätigt haben. Jedoch muß anhand mehrerer, zeitlich aufeinanderfolgender Populationen der phylogenetische Aspekt noch genau überprüft werden.

Vorläufig kann daher nur als erwiesen betrachtet werden, daß gleiche Merkmale innerhalb einer Zahnreihe bei jedem Zahntyp unterschiedlich häufig auftreten. Hierbei zeigt sich stets eine regelmäßige Abfolge der Häufigkeitswerte von vorne nach hinten.

5. Literaturverzeichnis

- BAHLO, E. (1975): Die Nagetierfauna von Heimersheim bei Alzey (Rheinhesen, Westdeutschland) aus dem Grenzbereich Mittel-/Oberoligozän und ihre stratigraphische Stellung. - Abh. hess. Landesamt Bodenforsch., 71, 182 S., 43 Abb., 11 Tab., Wiesbaden.
- BONIS, L. DE et al. (1972): Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy (prétirage). - Table ronde du Centre National de la Recherche Scientifique sur "Le renouveau des recherches sur les Vertébrés fossiles des phosphorites du Quercy", 15.-16. Dez. 1972 in Montauban, 12 S., 1 Abb., 7 Taf., (unveröffentlicht).
- CAVALLI-SFORZA (1974): Biometrie, Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik. - 212 S., 48 Abb., 54 Tab., Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).
- DEHM, R. (1935): Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. - Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N.F. 29, 1-86, 10 Abb., 5 Taf., München.
- (1937): Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. - Zbl. Miner. etc., Abt. B, 1937 (9), 349-369, Stuttgart.
 - (1939): Über neue tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. - Zbl. Miner. etc., Abt. B, 1939 (4), 113-124, 4 Abb., Stuttgart.
 - (1961): Spaltenfüllungen als Lagerstätten fossiler Landwirbeltiere. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 1, 57-72, 1 Abb., München.
- FAHLBUSCH, V. (1964): Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. - Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N.F. 118, 1-136, 67 Abb., 7 Taf., München.
- (1970): Populationsverschiebungen bei tertiären Nagetieren, eine Studie an oligozänen und miozänen Eomyidae Europas. - Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N.F. 145, 1-136, 42 Abb., 26 Tab., 11 Taf., München.
 - (1976): Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary (München, April 11-14, 1975). - Newsl. Stratigr., 5 (2/3), 160-167, 1 Tab., Berlin/Stuttgart.
- FREUDENBERG, H. (1941): Die oberoligozänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. - Palaeontographica, A, 92, 99-164, 70 Abb., 4 Taf., Stuttgart.
- HEDBERG, H. D. (1972): Introduction to an International

- Guide to Stratigraphic Classification, Terminology, and Usage. - *Lethaia*, 5, 283-295, Oslo.
- (1972): Summary of an International Guide to Stratigraphic Classification, Terminology, and Usage. - *Lethaia*, 5, 297-323, 2 Tab., Oslo.
- HEISSIG, K. (1970): Neue Fundstellen oligozäner Spaltenfaunen im Schwäbisch-Fränkischen Jura. - *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 10, 331-350, 4 Abb., 1 Taf., München.
- (1973): Oligozäne Vertebraten aus der Spaltenfüllung "Möhren 13" bei Treuchtlingen, Fränkischer Jura. - *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 13, 177-182, München.
- HELMER, D. & VIANEY-LIAUD, M. (1970): Nouveaux gisements de Rongeurs dans l'Oligocène moyen de Provence. - *C. R. somm. Soc. Géol. France*, 2, 45-46, Paris.
- HUGUENEY, M. (1969): Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). - *Docum. Labo. Geol. Lyon.*, 34, 1-227, 116 Abb., 5 Taf., Lyon.
- & KISSLING, D. (1972): Nouveaux gisements de Mammifères de l'Oligocène supérieur de Suisse occidentale. - *Geobios*, 5, 1, 55-66, 3 Abb., Lyon.
 - TRUC, G. & PHILIPPE, M. (1971): Nouveaux gisements à Micromammifères et Mollusques continentaux dans l'Oligocène moyen du synclinal d'Apt (Vaucluse, Sud-Est de la France). - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 272, Sér. D, 2430-2433, Paris.
- LARTET, E. (1851): Notice sur la colline de Sansan. Récapitulation des diverses espèces d'animaux vertébrés fossiles. - *Annuaire du Département du Gers*, 45 S., 1 Taf., Auch.
- LAVOCAT, R. (1951): Révision de la faune des Mammifères Oligocènes d'Auvergne et du Velay. - *Science & Avenir*, 1-153, 26. Taf., Paris.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. - 617 S., 65 Abb., 42 Tab., Hamburg und Berlin (Parey).
- MEIN, P. & FREUDENTHAL, M. (1971): Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. - *Scripta Geologica*, 2, 1-37, 1 Abb., 2 Taf., Leiden.
- POMEL, A. (1953): Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal l'Allier. - *Ann. Sci. Litt. Indust. Auvergne*, 26, 81-229, Paris.
- SCHAUB, S. (1925): Die Hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten. - *Abh. schweiz. paläontol. Ges.*, 45, 1-110, 15 Abb., 5 Taf., Basel.

- SCHLOSSER, M. (1884): Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. - *Palaeontographica*, 31 oder 3. Folge, 7, 1-143, 8 Taf., Kassel.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1971): Odontologische Untersuchungen an Pseudosciuriden (Rodentia, Mammalia) des Alttertiärs. - *Abh. bayer. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl., N.F.*, 150, 1-133, 46 Abb., 8 Tab., 2 Taf., München.
- & VIANEY-LIAUD, M. (1975): Les relations entre les faunes de rongeurs d'Allemagne du Sud et de France pendant l'Oligocène. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 281, Sér. D, 511-514, 1 Taf., Paris.
- SIMPSON, G. G. (1945): Principles of Classification and a Classification of Mammals. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 85, 1-350, New York.
- ROE, A. & LEWONTIN, R. C. (1960): Quantitative Zoology. 2. Aufl. - VII + 440 S., 64 Abb., New York (Harcourt, Brace & World).
- THALER, L. (1964): Sur l'utilisation des Mammifères dans la zonation du Paléogène de France (in: *Coll. sur le Paléogène*). - *Mém. B.R.G.M.*, 28, 985-989, Paris.
- (1965): Une échelle de zones biochronologiques pour les Mammifères du Tertiaire d'Europe. - *C. R. somm. Soc. Géol. France*, S. 118, Paris.
 - (1966): Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. - *Mém. Mus. Hist. natur., nouv. ser., ser. C, Sciences de la Terre*, 17, Paris.
 - (1969): Rongeurs nouveaux de l'Oligocène moyen d'Espagne. - *Palaeovertebrata*, 2, 5, 191-207, 9 Abb., Montpellier.
- TOBIEN, H. (1968): Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten - *Eclogae geol. Helv.*, 61, 2, 549-575, 2 Abb., Basel.
- VIANEY-LIAUD, M. (1969): Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les phosphorites du Quercy. - *Palaeovertebrata*, 2, 5, 209-239, 16 Abb., Montpellier.
- (1972): Contribution à l'étude des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. - *Palaeovertebrata*, 5, 1, 1-44, 12 Abb., 8 Tab., 5 Taf., Montpellier.
 - (1974): L'anatomie crânienne des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia); essai de systématique des Cricétidés oligocènes l'Europe occidentale. - *Géol. méditerr.*, 1, 3, 111-132, 20 Abb., 1 Taf., Montpellier.
 - (1974): Les Rongeurs de l'Oligocène inférieur d'Escamps. - *Palaeovertebrata*, 6, 3-4, 197-241, 23 Abb.,

- Evolution des Rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. Thèse. - Acad. Montpellier, Univ. Sc. Techn. du Languedoc, 1-113, 23 Abb., Montpellier.

WOOD, A. E. & WILSON, R. W. (1936): A Suggested Nomenclature for the cusps of the Cheek Teeth of Rodents. - J. Paleont., 10, 5, 388-391, 2 Abb., Menasha.

Lebensdaten

Name: Anneliese Maria Lagally, geb. Schweiger

Geburtstag: 5.12.1949

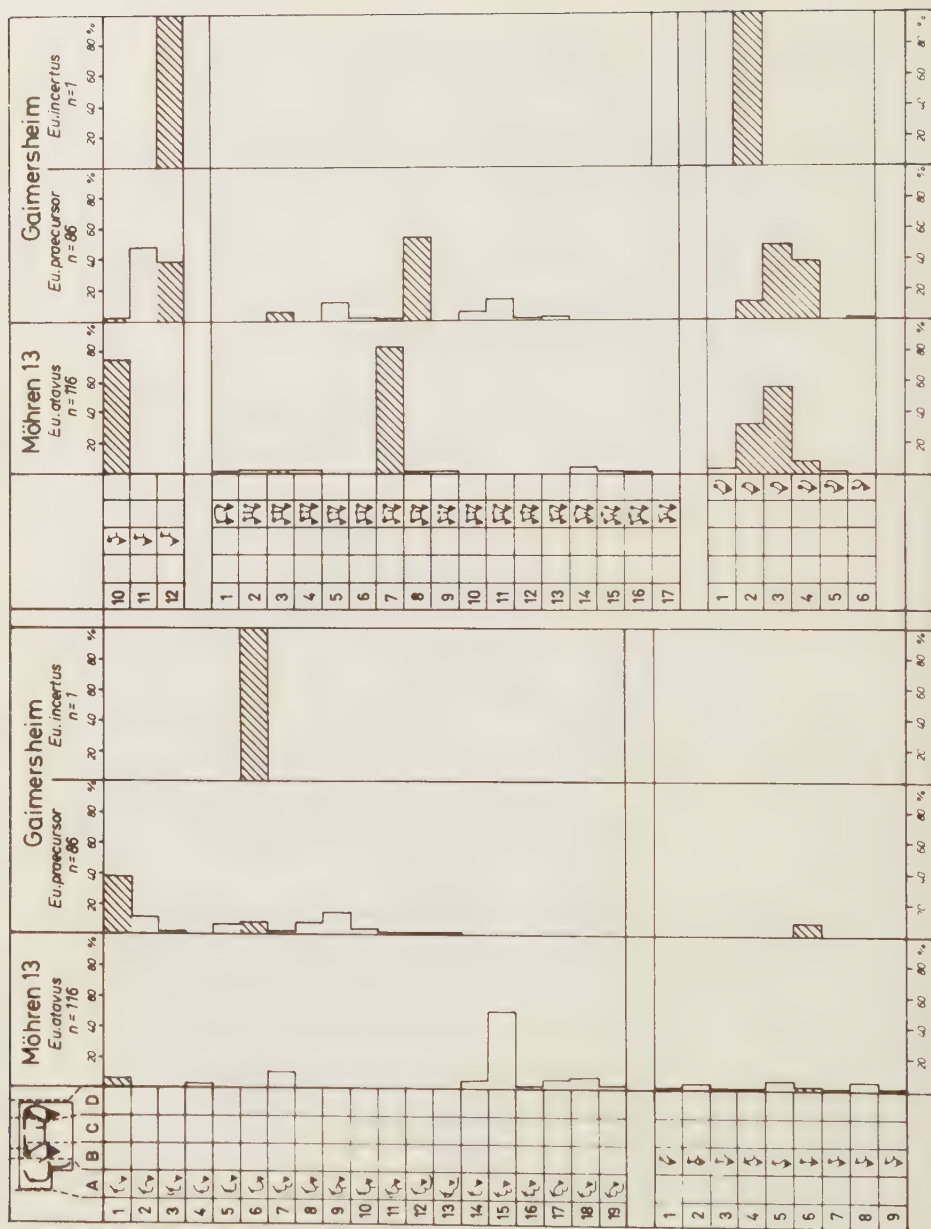
Geburtsort: München

Eltern: Elisabeth Anna Schweiger, geb. Gummersbach,
Hausfrau, und
Dr. Karl Schweiger, Bundesrichter

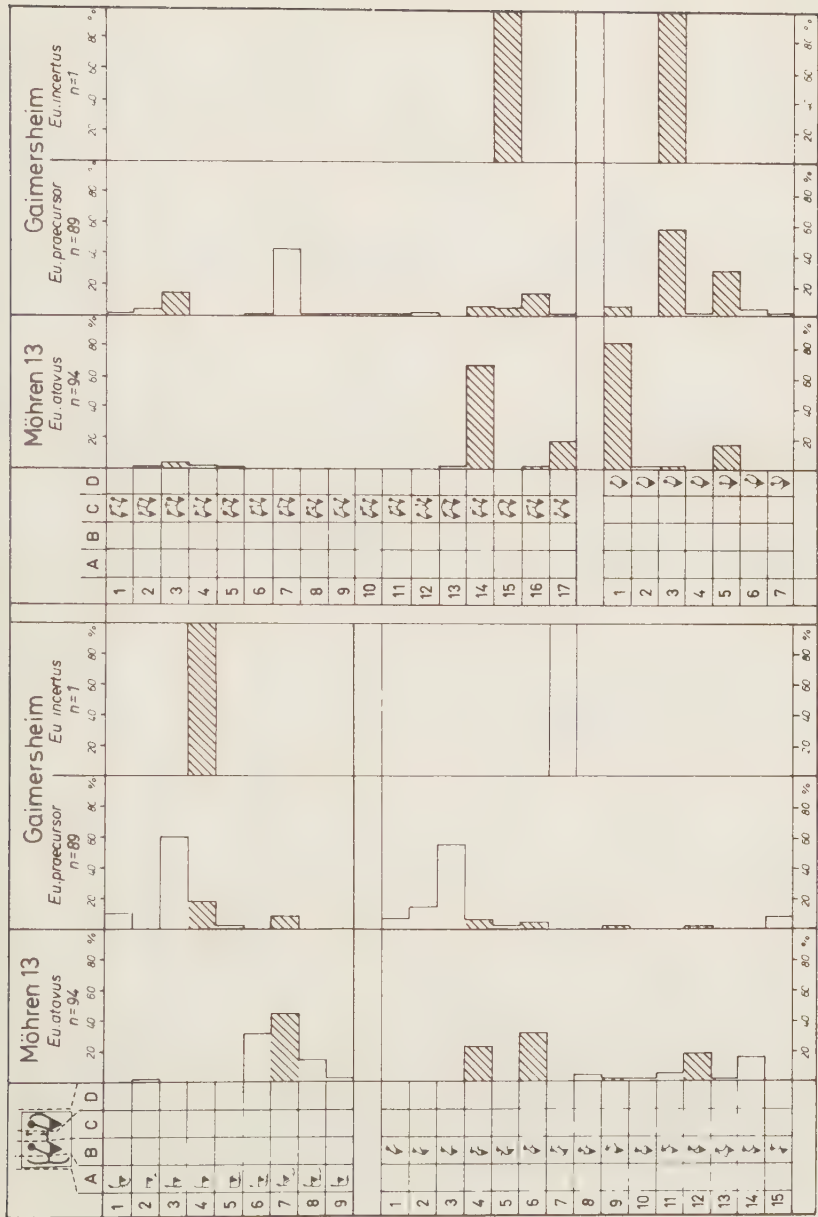
Schulen: 1956-1960 Volksschule an der Fürstenriederstraße/München
1960-1963 Elsa-Brandström-Realgymnasium/
München
1963-1969 Musisches Gymnasium der Armen
Schulschwestern v.U.L.F.

Studium: Okt. 1969 Beginn des Studiums der Biologie
und Geographie an der Ludwig-
Maximilians-Universität in Mün-
chen
Feb.- April 1973 Fachliche Prüfung für das
Lehramt an Realschulen
Mai 1974 Promotionsvorprüfung
Juni 1974 Pädagogische Prüfung für das Lehr-
amt an Realschulen (1.Teil)
Sept. 1974 - Juli 1975 Referendarzeit an Real-
schulen in Waldkraiburg und Penz-
berg
April/Mai 1975 Pädagogische Prüfung für das
Lehramt an Realschulen (2.Teil)
Sept. 1975 Beginn der Dissertationsarbeit
Nov. 1975 - Okt. 1976 Stipendium nach dem Gra-
duiertenförderungsgesetz

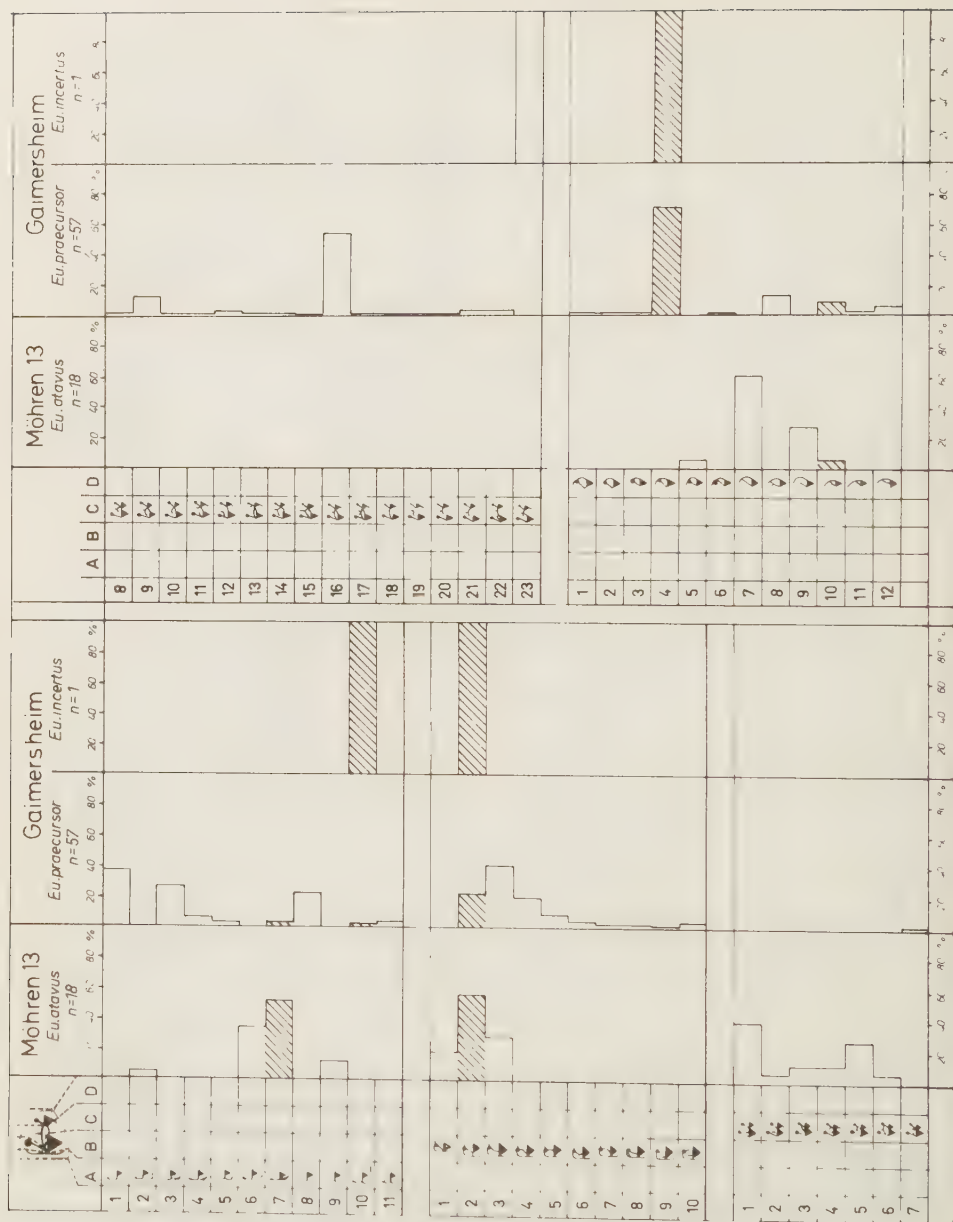
Heirat: Juli 1975 Dr. Ulrich Lagally



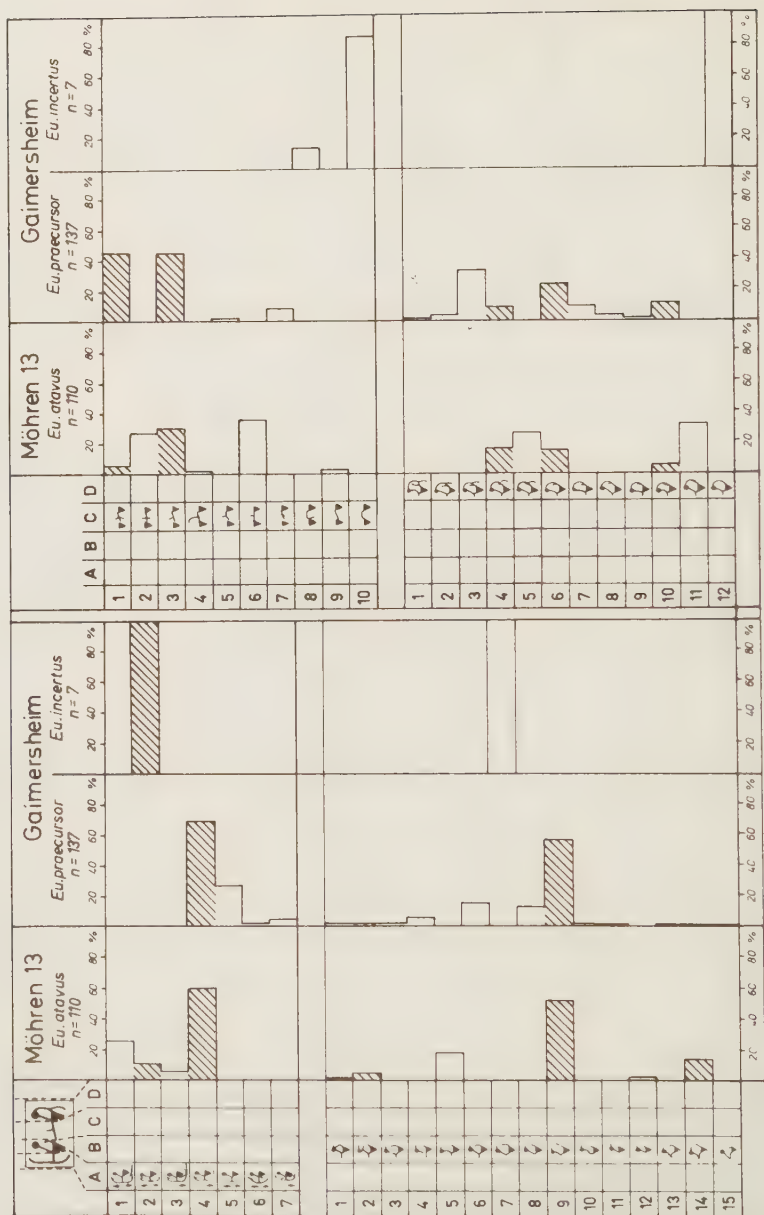
Tafel 1: Morphologische Variabilität der ersten Oberkiefermolaren von *Eu.atavus* (Möhren 13), *Eu.praecursor* (Gaimersheim) und *Eu.incertus* (Gaimersheim).



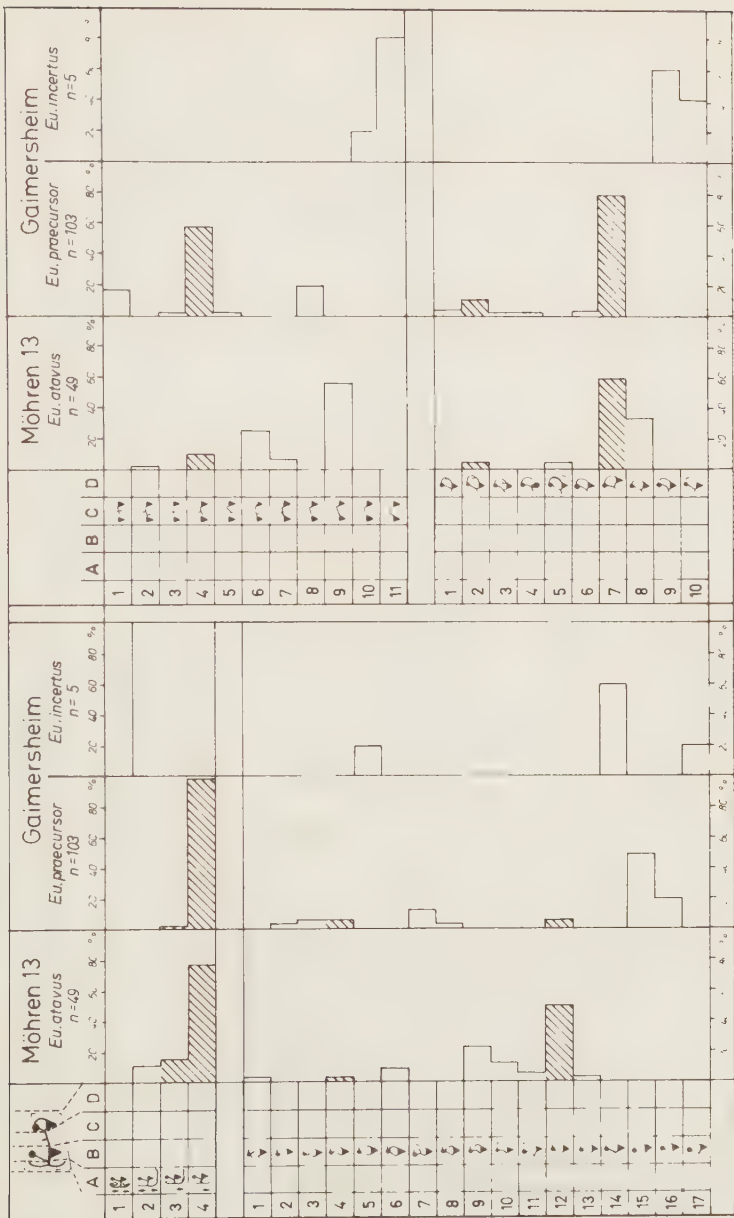
Tafel 2: Morphologische Variabilität der zweiten Oberkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13), *Eu. praecursor* (Gaimersheim) und *Eu. incertus* (Gaimersheim).



Tafel 3: Morphologische Variabilität der dritten Oberkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13), *Eu. praecursor* (Gaimersheim) und *Eu. incertus* (Gaimersheim).



Tafel 5: Morphologische Variabilität der zweiten Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13), *Eu. praecursor* (Gaimersheim) und *Eu. incertus* (Gaimersheim).



Tafel 6: Morphologische Variabilität der dritten Unterkiefermolaren von *Eu. atavus* (Möhren 13), *Eu. praecursor* (Gaimersheim) und *Eu. incertus* (Gaimersheim).

	Möhren 13		Gaimersheim	
	Längenwerte	Breitenwerte	Längenwerte	Breitenwerte
Freiheitsgrade (n-1)	129	129	94	94
arithmetisches Mittel (mm)	$2,07 \pm 0,01$	$1,34 \pm 0,01$	$2,06 \pm 0,03$	$1,37 \pm 0,02$
Variationsbreite (mm)	0,54	0,25	0,66	0,47
Standardabweichung d (mm)	0,0905	0,0671	0,1353	0,0905
Varianz d ² (mm ²)	0,0082	0,0045	0,0183	0,0082
Variabilitätskoeffizient V	$4,36 \pm 0,02$	$5,01 \pm 0,04$	$6,57 \pm 0,10$	$6,61 \pm 0,10$
Kovarianz(L/B) (mm ²)	0,0019		0,0116	
Korrelationskoeffizient r	0,31		0,95	
Signifikanzschwelle für r (1% Irrtumswahrscheinl.)	0,25		0,26	
Regressionskoeffizient b _{L/B}	0,42		1,41	
Regressionskoeffizient b _{B/L}	0,22		0,63	
Gleichung der Regressionsgeraden	$B = 0,86 + 0,23 L$		$B = 0,05 + 0,64 L$	

Tab. 1: Variationsstatistische Daten der ersten Oberkiefermolaren von Eu. atavus aus Möhren 13 und Eu. praecursor aus Gaimersheim

	Möhren 13		Ga im e r s h e i m	
	Längenwerte	Breitenwerte	Längenwerte	Breitenwerte
Freiheitsgrade (n-1)	108	108	98	98
arithmetisches Mittel (mm)	$1,50 \pm 0,01$	$1,37 \pm 0,01$	$1,56 \pm 0,02$	$1,41 \pm 0,02$
Variationsbreite (mm)	0,22	0,28	0,57	0,55
Standardabweichung σ (mm)	0,0554	0,0624	0,0982	0,0911
Varianz σ^2 (mm ²)	0,0031	0,0039	0,0096	0,0083
Variabilitätskoeffizient V	$3,69 \pm 0,02$	$4,55 \pm 0,03$	$6,30 \pm 0,08$	$6,46 \pm 0,09$
Kovarianz (L/B) (mm ²)	0,0013		0,0069	
Korrelationskoeffizient r	0,37		0,77	
Signifikanzschwelle für r (1% Irrtumswahrscheinl.)	0,25		0,26	
Regressionskoeffizient $b_{L/B}$	0,33		0,83	
Regressionskoeffizient $b_{B/L}$	0,42		0,72	
Gleichung der Regressionsgeraden	$B = 0,71 + 0,44 L$		$B = 0,30 + 0,71 L$	

Tab.2: Variationsstatistische Daten der zweiten Oberkiefermolaren von Eu.atavus aus Möhren 13 und Eu.praecursor aus Ga im e r s h e i m

	M ö h r e n 13		G a i m e r s h e i m	
	Längenwerte	Breitenwerte	Längenwerte	Breitenwerte
Freiheitsgrade (n-1)	19	19	67	67
arithmetisches Mittel (mm)	$1,13 \pm 0,03$	$1,18 \pm 0,03$	$1,30 \pm 0,03$	$1,26 \pm 0,02$
Variationsbreite (mm)	0,26	0,26	0,47	0,44
Standardabweichung d (mm)	0,0659	0,0697	0,1165	0,1042
Varianz d^2 (mm ²)	0,0043	0,0049	0,0136	0,0108
Variabilitätskoeffizient V	$5,83 \pm 0,15$	$5,91 \pm 0,15$	$8,97 \pm 0,21$	$8,27 \pm 0,13$
Kovarianz (L/B) (mm ²)	0,0024		0,0104	
Korrelationskoeffizient r	0,52		0,86	
Signifikanzschwelle für r (1% Irrtumswahrscheinl.)	0,56		0,31	
Regressionskoeffizient $b_{L/B}$	0,49		0,96	
Regressionskoeffizient $b_{B/L}$	0,56		0,76	
Gleichung der Regressionsgeraden	$B = 0,57 + 0,54 L$		$B = 0,26 + 0,77 L$	

Tab.3: Variationsstatistische Daten der dritten Oberkiefermolaren von Eu.atavus aus Möhren 13 und Eu.praecursor aus Gaimersheim

	M ö h r e n 13		G a i m e r s h e i m	
	Längenwerte	Breitenwerte	Längenwerte	Breitenwerte
Freiheitsgrade (n-1)	95	95	144	144
arithmetisches Mittel (mm)	$1,73 \pm 0,02$	$1,14 \pm 0,01$	$1,74 \pm 0,02$	$1,17 \pm 0,01$
Variationsbreite (mm)	0,51	0,26	0,60	0,45
Standardabweichung d (mm)	0,0992	0,0602	0,1206	0,0796
Varianz d ² (mm ²)	0,0098	0,0036	0,0145	0,0063
Variabilitätskoeffizient	$5,73 \pm 0,07$	$5,28 \pm 0,05$	$6,93 \pm 0,08$	$6,80 \pm 0,06$
Kovarianz (L/B) (mm ²)	0,0025		0,0073	
Korrelationskoeffizient r	0,42		0,76	
Signifikanzschwelle für r (1% Irrtumswahrscheinl.)	0,26		0,25	
Regressionskoeffizient b _{L/B}	0,69		1,16	
Regressionskoeffizient b _{B/L}	0,25		0,50	
Gleichung der Regressionsgeraden	$B = 0,71 + 0,25 L$		$B = 0,30 + 0,50 L$	

Tab.4: Variationsstatistische Daten der ersten Unterkieffermolaren von Eu.atavus aus Möhren 13 und Eu.praecursor aus Gaimersheim

	Möhren 13		Ga im e r s h e i m	
	Längenwerte	Breitenwerte	Längenwerte	Breitenwerte
Freiheitsgrade (n-1)	132	132	157	157
arithmetisches Mittel (mm)	$1,56 \pm 0,01$	$1,26 \pm 0,01$	$1,63 \pm 0,02$	$1,30 \pm 0,01$
Variationsbreite (mm)	0,55	0,30	0,52	0,53
Standardabweichung σ (mm)	0,0745	0,0643	0,1121	0,0936
Varianz σ^2 (mm ²)	0,0056	0,0041	0,0126	0,0088
Variabilitätskoeffizient V	$4,78 \pm 0,03$	$5,12 \pm 0,02$	$6,88 \pm 0,08$	$7,20 \pm 0,05$
Kovarianz (L/B) (mm ²)	0,0020		0,0089	
Korrelationskoeffizient r	0,42		0,85	
Signifikanzschwelle für r (1% Irrtumswahrscheinl.)	0,25		0,25	
Regressionskoeffizient $b_{L/B}$	0,49		1,01	
Regressionskoeffizient $b_{B/L}$	0,36		0,71	
Gleichung der Regressionsgeraden	$B = 0,68 + 0,37 L$		$B = 0,14 + 0,71 L$	

Tab.5: Variationsstatistische Daten der zweiten Unterkiefermolaren von Eu. atavus aus Möhren 13 und Eu. praecursor aus Ga im e r s h e i m

	Möhren 13		Gaime r s h e i m	
	Längenwerte	Breitenwerte	Längenwerte	Breitenwerte
Freiheitsgrade (n-1)	57	57	112	112
arithmetisches Mittel (mm)	$1,41 \pm 0,02$	$1,15 \pm 0,02$	$1,53 \pm 0,02$	$1,20 \pm 0,02$
Variationsbreite (mm)	0,29	0,28	0,59	0,39
Standardabweichung d' (mm)	0,0620	0,0610	0,1159	0,0914
Varianz d ² (mm ²)	0,0038	0,0037	0,0134	0,0084
Variabilitätskoeffizient V	$4,40 \pm 0,06$	$5,31 \pm 0,09$	$7,58 \pm 0,10$	$7,62 \pm 0,13$
Kovarianz (L/B) (mm ²)	0,0023		0,0088	
Korrelationskoeffizient r	0,61		0,83	
Signifikanzschwelle für r (1% Irrtumswahrscheinl.)	0,34		0,25	
Regressionskoeffizient b _{L/B}	0,62		1,05	
Regressionskoeffizient b _{B/L}	0,60		0,66	
Gleichung der Regressions- geraden	$B = 0,30 + 0,60 L$		$B = 0,21 + 0,65 L$	

Tab.6: Variationsstatistische Daten der dritten Unterkiefermolaren von Eu. atavus aus Möhren
13 und Eu. praecursor aus Gaime r s h e i m

Merkmalssklasse Merkmalstyp	A 1, 2, 5, 6, 8, 9, 10	B 6, 11, 12	C 3, 5, 8, 10, 11	D 2, 3, 4
Freiheitsgrade (gesamt)	71	80	72	81
Variationsbreite der Mittelwerte	1, 94 - 2, 13	2, 00 - 2, 09	1, 94 - 2, 06	2, 04 - 2, 06
Varianz zwischen den Merkmalstypen	0, 0183	0, 0749	0, 0150	0, 0050
Anzahl der Typen minus 1	6	2	4	2
Varianz innerhalb der Merkmalstypen	0, 0176	0, 0182	0, 0136	0, 0149
Varianzverhältnis	1, 04	3, 50	1, 10	0, 34
Signifikanzschwelle (5% Irrtumswahrscheinl.)	2, 20	3, 10	2, 50	19, 50
Signifikanzschwelle (1% Irrtumswahrscheinl.)	3, 00	4, 82	3, 45	99, 50

Tab. 7: Varianzanalyse der ersten Oberkiefermolaren von Eu.praecursor aus Gaimersheim zur Überprüfung der Homogenität des Fundgutes. Es wurden die Längenwerte der häufiger auftretenden Merkmalstypen miteinander verglichen.

	M ö h r e n 13			G a i m e r s h e i m		
	Längenwerte M_1/M_2	M_2/M_3	Breitenwerte M_1/M_2	M_2/M_3	Längenwerte M_1/M_2	Breitenwerte M_1/M_2
Freiheitsgrade (n-1)	12	1	12	1	15	10
arithmet. Mittel: M_1	2,13		1,37		2,08	1,40
" M_2	1,52		1,42		1,56	1,43
" M_3						1,25
Kovarianz	0,0022		0,0012		0,0061	0,0037
Korrelationskoeffizient	0,52		0,46		0,47	0,79
Signifikanzschwelle (1% Irrtumswahrsch.)	0,68		0,68		0,62	0,73
	M_1/M_2	M_2/M_3	M_1/M_2	M_2/M_3	M_1/M_2	M_2/M_3
Freiheitsgrade (n-1)	14	9	14	9	11	9
arithmet. Mittel: M_1	1,75		1,16		1,66	1,13
" M_2	1,56	1,54	1,28	1,27	1,56	1,28
" M_3		1,43		1,19		1,21
Kovarianz	0,0070	0,0012	0,0023	0,0021	0,0109	0,0136
Korrelationskoeffizient	0,70	0,37	0,92	0,75	0,77	0,92
Signifikanzschwelle (1% Irrtumswahrsch.)	0,64	0,76	0,64	0,76	0,71	0,76

Tab.8: Daten zur Bestimmung der Korrelation innerhalb der Ober- und Unterkieferzahnreihen von Eu. atavus aus Möhren 13 und Eu. praecursor aus Gaimersheim

